DIE BAUSTEINE DES TIERKÖRPERS IN POLARISIERTEM LICHTE

VON

DR. W. J. SCHMIDT
A.O. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT
BONN

MIT 230 ABBILDUNGEN IM TEXT

VERLAG VON FRIEDRICH COHEN BONN

1924

2560

VORWORT

In der Vorrede zu seinem Werke: „Die Untersuchung der Pflanzen- und der Thiergewebe in polarisiertem Lichte“ (Leipzig 1861), in dem zum ersten Male das Verhalten von Teilen der Organismen zwischen gekreuzten Nicols zusammenfassend dargestellt wurde, sagt der Berner Physiologe G. Valentin: „Es ist keine Kunst, Entdeckungen auf einem bis jetzt so wenig durchforschten und doch an Früchten so reichen Felde zu machen. Jeder Nachfolger, der Mühe und Scharfsinn auf die Feststellung eines einzelnen unentschieden gelassenen Punktes mit Glück verwendet, erwirbt sich ein größeres Verdienst, als der erste Reisende, der seine Wißbegierde in einem unbekannten Lande befriedigte.“ Zu Valentins Zeit war der Umfang solcher Feststellungen noch bescheiden, wie denn auch nur das letzte Drittel des genannten Buches ihrer Schilderung gewidmet ist — das heute einzig als Fundgrube für die älteste Literatur Bedeutung hat — die beiden ersten aber sehr eingehende Darlegungen über Polarisation und Doppelbrechung, die zur Untersuchung benötigten Instrumente und dgl. bringen. Inzwischen ist zwar der Stoff erheblich in die Breite und Tiefe gewachsen, aber es sind doch immer nur verhältnismäßig wenige Zoologen, Anatomen und Physiologen gewesen, die sich des Polarisationsmikroskops zur Untersuchung des Tierkörpers bedienten, und die Ergebnisse ihrer Forschungen wurden nicht zu dem wahrhaft lebenden Gut der Wissenschaft, das durch praktische Unterweisung von einer Generation auf die andere übergeht.

Die Ursache hierfür dürfte in verschiedener Richtung zu suchen sein. Einmal herrscht wohl bei manchen die irrige Vorstellung, daß sehr tief gehende Kenntnisse in der theoretischen Optik nötig seien, um mit dem Polarisationsmikroskop erfolgreich zu arbeiten, Kenntnisse,

die zu erwerben viel Zeit koste; aus denen man aber wer
ziehen könne. Dann aber fehlt eine neuere zusammenfass
stellung, die überblicken läßt, was und wie es auf diesem
den Biologen zu arbeiten gilt. Denn V. v. Ebners „Unter
über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen
1882) stellen zum großen Teil eine — durch spätere Fest
überholte — Kritik von Nägelis Anschauungen über d
nische Natur der Micelle dar und führten unter diesem Ges
zu einer Auswahl des Stoffes; sie beschränken sich außerd
Wirbeltiere und lassen überhaupt die zahlreichen Vorkomr
echt kristallinischen Bildungen im Tierkörper außer ach
W. Biedermanns mit reichen Literaturangaben versehene
logie der Stütz- und Skelettsubstanzen" (Wintersteins
der vergl. Physiologie Bd. III, Jena 1914) haben naturgem
hierher gehörigen Gebilde aus Pflanzen- und Tierreich — n
ren Betrachtungsweisen — auch hinsichtlich ihres Ver
polarisiertem Licht Berücksichtigung erfahren. Es ist also se
tins „Untersuchung" kein Werk mehr erschienen, das die
heit der Doppelbrechungserscheinungen an Bestandteilen
körpers behandelte. Denn in den Lehrbüchern der Histologi
man am ehesten eine Darstellung dieser Verhältnisse such
begegnet man gewöhnlich nur dürftigen, fast einzig auf die
bezüglichen Angaben. Eine rühmliche Ausnahme davon
neuerer Zeit J. Schaffers Vorlesungen über Histologie
genese (Leipzig 1920) insofern, als hier eine kurze An
Untersuchungen in polarisiertem Licht gegeben ist und
menschliche Histologie bedeutungsvollsten Tatsachen a
Gebiete gedacht wird. —

So dürfte denn eine, auf eigene Untersuchu
stützte Gesamtdarstellung unserer heutigen Kenn
das Verhalten der Bausteine des Körpers in po
tem Lichte innerhalb des ganzen Tierrei
Platze sein. [1]) Der Zeitpunkt hierfür scheint nicht ungünst
denn die viel umstrittene Frage nach den Ursachen der Dopp

1) Nur die Doppelbrechung im durchfallenden Lichte wird be
die Doppelbrechung im auffallenden polarisierten Lichte (Unte
dem Opakilluminator) liegen bisher bei tierischen Objekten so gut v
gaben vor; auch stehen der Erklärung der so wahrnehmbaren, oft
scheinungen z. Zt. noch große Schwierigkeiten entgegen.

der organisierten Substanzen ist durch H. Ambronns neuere Untersuchungen der — wenn nicht alles täuscht — endgültigen Lösung zugeführt worden. Wenn ich den Ausdruck „Bausteine" und nicht die Bezeichnung „Gewebe" gewählt habe, so geschah es, weil bei der letzten der Gedanke an die Zellen am nächsten liegt, für die Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols aber nicht nur diese, sondern in erheblichem Maße auch die von ihnen erzeugten Interzellular- und Kutikularsubstanzen in Frage kommen, die, selbst nicht zellig, in vielen Fällen beträchtliche Teile des Tierkörpers ausmachen. —

Die Gesichtspunkte, die mich bei dieser Darstellung vor allem leiteten, waren folgende. Da die Handhabung des Polarisationsmikroskops den Biologen nur wenig geläufig ist, wurde in einem ersten Teil das Untersuchungsverfahren erläutert und zwar derart, daß die Einrichtung des Polarisationsmikroskops geschildert, die wichtigsten mit seiner Hilfe an doppelbrechenden Objekten wahrnehmbaren generellen Erscheinungen anschaulich und also auch in einer gewissen Breite beschrieben und die aus ihnen sich ergebenden Folgerungen mitgeteilt wurden. Auf eine eingehende theoretische Erklärung der Erscheinungen wurde im allgemeinen verzichtet und zwar aus der Erwägung heraus, daß der Biologe auf diesem Gebiet — wie so oft anderswo — physikalische Lehrsätze und Methoden als fertiges Handwerkszeug übernehmen kann. Dabei wird keineswegs verkannt, daß eine gründliche Einsicht in die Theorie auch hier von großem Nutzen ist; aber das von mir eingeschlagene Verfahren soll mit dem eingangs erwähnten Vorurteil von der Notwendigkeit umfangreicher optischer Vorkenntnisse brechen: auf tierbiologischem Gebiet ist heute noch sehr vieles mit den einfachsten Methoden polarisationsmikroskopischer Untersuchung zu erforschen, und die lassen sich in kurzer Zeit erlernen. Aus eigenem Erleben habe ich die Überzeugung, daß der hier gewählte Weg der richtige ist, um den Biologen für die Arbeit mit dem Polarisationsmikroskop zu gewinnen: hat er einmal die Praxis der Untersuchung erworben und Erfolge damit errungen, dann wird er auch nötigenfalls die Mühe nicht scheuen, tiefer in die theoretischen Grundlagen einzudringen. Gemäß solchen Überlegungen wurde auch die Zahl der einzuführenden, möglichst elementar gehaltenen optischen Begriffe auf das unbedingt Notwendige beschränkt.

Die drei folgenden weitaus umfangreicheren Teile schildern das Verhalten der Bestandteile des Tierkörpers in

polarisiertem Lichte, und zwar behandelt der zweite das besonders ausgedehnte Gebiet der Skelettbildungen, der dritte die alloplasmatischen, der vierte die ergastischen Bildungen (im Sinne A. Meyers). Ein Zusammentragen aller jemals gemachten Beobachtungen verbot sich schon durch den Umfang des Buches, wenngleich wohl keine wichtigere Gruppe von Objekten übergangen sein dürfte. Vielmehr schwebte mir als erstrebenswertes Ziel vor: Hervorhebung des allgemein Wichtigen und charakteristischer Einzelfälle und eine Darstellungsform, die dem Leser erleichtert, sich praktisch mit den geschilderten Tatsachen vertraut zu machen. Wer mehr ins Einzelne gehen will, findet leicht den Weg an Hand der verzeichneten wichtigsten Literatur und wird dann zugleich feststellen können, daſz die Darstellung mit verschwindenden Ausnahmen auf eigener Kenntnis der Objekte fuſzt und mancherlei Neues bringt.

Für auſzerordentlich wichtig habe ich schlieſzlich eine ausreichende bildliche Darstellung der behandelten Dinge gehalten, die bisher auch in der Spezialliteratur keineswegs überall genügt. Daſz sie und in solchem Umfange dem Buch zuteil werden konnte, ist den Optischen Werken von E. Leitz in Wetzlar zu danken, die — durch Vermittelung der Gesellschaft der Freunde und Förderer der Universität Bonn — sich zur Übernahme der Kosten für die Herstellung der Bildstöcke bereit fanden. Sämtliche Wiedergaben von Objekten in polarisiertem Licht sind Originalabbildungen und auf Grund von Mikrophotogrammen nach meinen Präparaten hergestellt; die Aufnahmen wurden nach meiner Anweisung teils von Fräulein Eva du Bois-Reymond in Bonn, teils im Atelier der Optischen Werke von E. Leitz in Wetzlar angefertigt; eine kleinere Anzahl von Mikrophotogrammen hat Herr M. Delfosse in Bonn aufgenommen, von denen einzelne bereits zu früheren Veröffentlichungen des Verfassers benutzt wurden; die übergroſze Mehrzahl der Bilder aber wird hier zum erstenmal vorgelegt. Die Aufnahmen wurden fast alle mittels eines Polarisationsmikroskops mit anastigmatischem Tubusnicol von E. Leitz hergestellt (nur einzelne unter Benutzung eines Aufsatzanalysators).

Keine bildliche Wiedergabe vermag die subjektive mikroskopische Beobachtung voll und ganz zu ersetzen; wenn das schon für Untersuchung in gewöhnlichem Licht gilt, um wieviel mehr für die in polarisiertem: die allmähliche Änderung der Erscheinungen unter kontinuierlich wechselndem Azimut läſzt sich nur unvollkommen, der

Schmelz der Interferenzfarben überhaupt nicht in Bildern darstellen. Deshalb müssen auch an sich vorzügliche Mikrophotogramme hinter der Wirklichkeit zurückbleiben. Dazu kommt noch, daß einzig das von der Originalplatte kopierte Positiv alle — oft nur bei Lupenbetrachtung wahrnehmbaren — Einzelheiten des Negativs zu erhalten vermag, während sie bei jedem anderen Reproduktionsverfahren mehr oder minder verloren gehen. Obwohl nun aus didaktischen Gründen die Abbildungen im Text untergebracht werden mußten und daher nur in Autotypie vervielfältigt werden konnten, auch bei den Zeitverhältnissen auf die Benutzung von Kunstdruckpapier verzichtet werden mußte, hoffe ich, daß trotz dieser und der bereits genannten erschwerenden Umstände die Bilder dem Leser eine sehr wertvolle Hilfe zum Eindringen in dieses Gebiet sein werden. Ich bemerke noch, daß keinerlei Retusche an den Photogrammen oder Bildstöcken vorgenommen wurde.

Von einer Beigabe von Abbildungen in gewöhnlichem Licht wurde abgesehen, da die meisten Objekte auch in polarisiertem die Form- und Bauverhältnisse genügend hervortreten lassen, oder aus den Lehrbüchern der Zoologie und Histologie hinreichend bekannt sind, gegebenenfalls dort verglichen werden können.

Der Verfasser wird für Hinweise auf Fehler, wie sie bei der Bearbeitung eines so ausgedehnten Gebietes durch einen einzelnen kaum zu vermeiden sind, dankbar sein, ebenso für den Nachweis übersehener Literatur; denn beim Fehlen des Stichwortes „Doppelbrechung“ in den meisten in Frage kommenden bibliographischen Einzelwerken und Periodica ist eine systematische und also vollständige Ermittelung der einschlägigen Beobachtungen nicht möglich. Während der Drucklegung erschienene einschlägige Veröffentlichungen habe ich nach Möglichkeit noch im gegebenen Zusammenhang gebracht; manche konnten erst in den Nachträgen berücksichtigt werden; aber auch sie wurden ins Sachverzeichnis aufgenommen. —

Allen denen, die das Zustandekommen dieses Werkes gefördert haben, wie durch Überweisung von Untersuchungsmaterial, Erteilung von Auskünften, Überlassung von Literatur, Herstellung der Mikrophotogramme usw. sage ich herzlichen Dank, an erster Stelle den Optischen Werken von E. Leitz in Wetzlar, die nicht nur treffliche Instrumente bereitstellten, sondern auch durch die oben genannte Beihilfe meine Bestrebungen in freigebigster Weise unterstützt haben.

Herrn Dr. M. Berek in Wetzlar schulde ich manche freundschaftliche Belehrung in der Polarisationsoptik. Beim Korrekturlesen und bei der Herstellung des Inhaltsverzeichnisses hat mir Herr Dr. C. Heidermanns in Bonn wesentlich geholfen. Daſz das Werk in absehbarer Zeit zur Vollendung kam, ist nicht zum mindesten auf die Entlastung von anderen Arbeiten zurückzuführen, die mir der Direktor des Zoologischen Instituts in Bonn, Herr Professor Dr. R. Hesse, gütigst gewährte. Dem Herrn Verleger danke ich für die — trotz der Not der Zeit — gute Ausstattung des Werkes. —

Möge das Buch dem Leser so viel Freude bereiten, als der Verfasser beim Einarbeiten in dieses auch ästhetisch überaus reizvolle Gebiet erlebte. Wenn es die Anregung gibt, die Untersuchung in polarisiertem Licht mehr als bisher auf tierische Objekte anzuwenden, dann hat es seinen Zweck erreicht: von der Liebe zum Phänomen ging alle Naturforschung aus und zu ihm muſz sie immer wieder zurückkehren, wenn die wissenschaftlichen Theorien nicht Zerrbilder der Wirklichkeit werden sollen.

Bonn, Zoologisches Institut, im Dezember 1922.

W. J. Schmidt.

INHALTSÜBERSICHT

Seite

Dritter Teil:

Vierter Teil:

VORBEMERKUNG ZU DEN MIKROPHOTOGRAMMEN

Alle Mikrophotogramme sind — soweit nicht ausdrücklich anders bemerkt — in polarisiertem Lichte zwischen gekreuzten Nicols und zwar im Orthoskop aufgenommen; konoskopische Aufnahmen tragen den Zusatz Achsenbild. Bei rechteckigen Abbildungen entspricht die Lage der Schwingungsrichtungen der Nicols den Seiten des Rechteckes; bei kreisförmigen Figuren liegen die Schwingungsrichtungen ebenso, d. h. sie gehen den Rändern der Buchseite parallel. In den wenigen Fällen, in denen die Schwingungsrichtungen um 45° von den vorhin angegebenen Richtungen abweichen, ist das durch den Zusatz „Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal" bei der Abbildung vermerkt. Die Vergrößerungsangaben sind abgerundet.

EINLEITUNG

WESEN UND URSACHEN DER DOPPELBRECHUNG

Legt man ein dickeres und hinreichend klares Spaltstück eines Kalkspatkristalls mit einer seiner Flächen auf ein beschriebenes Papier und blickt durch die gegenüberliegende, so erscheinen die Buchstaben verdoppelt. Jeder vom Papier in den Kalkspat eintretende Lichtstrahl verläßt ihn als zwei parallele Strahlen, die einen gewissen Abstand von einander besitzen. Diese Doppelbrechung läßt nur einen Teil der Veränderungen erkennen, die das Licht beim Durchlaufen des Kalkspatkristalls erfährt; es wird nämlich zugleich polarisiert (s. S. 18). Ursache der beiden Erscheinungen ist die Anisotropie, ein nach Richtungen verschiedenes — vektorielles — Verhalten des Kalkspats. [1])

Anisotropie ist eine Eigenschaft sehr zahlreicher Körper, auch fast aller Bestandteile des tierischen Organismus, läßt sich aber in der Regel nicht mit so einfachen Mitteln wie beim Kalkspat feststellen, sondern erfordert meist zum Nachweis die Verwendung bereits polarisierten Lichtes in einer Versuchsanordnung, die später ausführlich beschrieben wird. Werden so kleine Gebilde wie die Bausteine des Tierkörpers auf Doppelbrechung geprüft, so kommt das polarisierte Licht in Verbindung mit dem Mikroskop zur Anwendung.

Optische Vektorialität, Doppelbrechung, ist seit langem bei den Kristallen des quadratischen, hexagonalen, rhombischen, monoklinen und triklinen Systems bekannt und geht hier mit einer auffallenden Vektoralität an Gestalt, eben der Kristallform, Hand in Hand. Wie schon lange angenommen, aber erst durch v. Laue zu unumstöß-

---

1) Die Anisotropie macht sich nicht nur gegenüber dem Licht, sondern auch im sonstigen physikalischen Verhalten — z. B. in der Kohäsion, beim Lösen, Erwärmen, im elektrischen Zustand usw. bemerkbar. — Körper, denen Anisotropie fehlt, heißen isotrop. Man pflegt, da die Doppelbrechung ein vorzügliches Anzeichen der Anisotropie ist, für anisotrop schlechthin doppelbrechend und also für isotrop einfachbrechend zu sagen.

licher Sicherheit erhoben wurde, besteht das Wesen des Kristalls darin, daſz seine Atome[1]) zu einem Raumgitter geordnet sind. Ein Raumgitter ist ein dreidimensional periodisches System, wie es durch die Schnittpunkte von drei Schaaren paralleler Ebenen bestimmt würde, deren Abstand in einer jeden Schaar stets gleich bleibt, in den verschiedenen Schaaren aber verschiedene Werte besitzen kann. Die genannten Schnitt- oder Gitterpunkte sind nun von den Atomen besetzt, die daher in parallelen Richtungen stets gleiche, in verschiedenen Richtungen aber ungleiche Abstände einhalten. Es erhellt, daſz ein solches System für alle Verhältnisse Vektorialität besitzen muſz, die von den Atomabständen abhängig sind. Mit dem Raumgitterbau ist aber auch die Möglichkeit gegeben, bestimmte äuſzere Begrenzungsflächen, d. h. Kristallgestalt, auszubilden: eine Kristallfläche ist eine durch Gitterpunkte gelegte Ebene („Netzebene"), und es erscheint verständlich, daſz diejenigen Ebenen sich am leichtesten ausbilden werden, die recht viele Gitterpunkte enthalten, „netzdicht" sind, wie man sagt. Auch die übrigen Symmetrieerscheinungen des Kristalls wie die Möglichkeit, durch Ätzen Figuren von bestimmter Gestalt und Lage auf Kristallflächen zu erzeugen, oder durch Auflösen eines — etwa zur Kugel — geschliffenen Kristalls einen konform bleibenden Lösungskörper zu erhalten, sind Manifestationen des Raumgitterbaues. In neuerer Zeit hat man aus diesem auch die optischen Eigenschaften der Kristalle theoretisch abgeleitet.

Die (elektromagnetischen) Kräfte, welche die Feinbauteilchen in Raumgitterstellung erhalten, sind die gleichen, welche die Atome zur Molekel zusammenfügen, und in diesem Sinne hat man gesagt, daſz zwischen einem Kristall und einer chemischen Molekel kein grundsätzlicher Unterschied bestehe; in beiden befinden sich die Atome in einer regelmäſzigen Anordnung; der Kristall ist gewissermaſzen eine Riesenmolekel.

Es gibt im Tierkörper Bildungen (insbesondere kalkige), deren Doppelbrechung auf ihrer Kristallnatur beruht, bei denen also die Feinbauteilchen zu einem Raumgitter geordnet sind. Aber der Mehrzahl seiner anisotropen Bestandteile, jenen, die nach ihrem physikalisch-chemischen Verhalten zu den Kolloiden rechnen und die mit Rücksicht auf ihre Entstehung im Organismus, ihre Form und

1) Obwohl es rein stereometrisch möglich ist, das Raumgitter des Kristalls einer Substanz mit mehratomiger Molekel stets in eine entsprechende Anzahl ineinander gestellter Atomgitter aufzulösen, liegen doch Anzeichen dafür vor, daß im Raumgitter die Zusammengehörigkeit von Atomen zu „Baugruppen" erhalten bleibt. In diesem Sinne spricht man insbesondere von Jonen- und Molekelgittern.

Struktur als organisierte Substanzen bezeichnet werden, fehlt jede Andeutung von Symmetrieverhältnissen, wie sie aus einem Raumgitterbau mit Notwendigkeit folgten. Wir werden vielmehr sehen, daſz die Feinbauteilchen hier eine niedrigere Stufe der Ordnung einhalten als im Kristall, die zwar ausreicht, einem solchen Körper gleich jenem einheitliche Doppelbrechung zu erteilen, die aber nicht genügt zur Erzeugung von Kristallgestalten. Meist handelt es sich bei diesen organisierten Substanzen um eine Parallelordnung der Feinbauteilchen in bezug auf eine bevorzugte Richtung, während im Raumgitter alle gleichwertigen Richtungen der Feinbauteilchen parallel stehen. Solche Gebilde nehmen also eine Mittelstellung zwischen amorpher Materie (mit völlig regellosem Durcheinander der Feinbauteilchen) und Kristallen ein. Verhältnisse ähnlich wie sie hier ins Auge gefaſzt sind, hat O. Lehmann für die flüssigen Kristalle nachgewiesen: in ihnen haben die Molekeln das Bestreben, sich mit ihren Hauptachsen parallel zu stellen, während die Stellung der Nebenachsen in keiner Weise festgelegt ist (man könnte sich beispielsweise die Molekeln in ständiger Rotation um die Hauptachse begriffen denken). Lehmann hat die flüssigen Kristalle als „halbisotrope Strukturen", F. Rinne als „Fastkristalle" bezeichnet. Wir werden uns der erstgenannten Bezeichnung in etwas erweitertem Sinne bedienen, um einen Feinbau zu kennzeichnen, der gegenüber einem Kristall einen geringeren Grad der Ordnung seiner Teile besitzt.

Es fragt sich nun, welcher Art und Gröſzenordnung die Feinbauteilchen in den organisierten Substanzen bezw. den Kolloiden sind. Früher glaubte man, daſz zwischen Kristallen und Kolloiden ein unüberbrückbarer Gegensatz bestehe. Aus kolloidalen Lösungen scheiden sich beim Verdunsten des Lösungsmittels anscheinend keine Kristalle ab, sondern sie gehen durch Vermittlung eines gallertigen Zustandes (Gel) allmählich in den festen über (Beispiel: Leim). Heute aber weiſz man, daſz kolloidale Lösungen sich von echten dadurch unterscheiden, daſz der gelöste Körper („die disperse Phase") nicht wie bei jenen in seine Molekeln oder Jonen zerteilt im Lösungsmittel („Dispersionsmittel") vorliegt, sondern daſz die disperse Phase aus gröſzeren oder kleineren Molekularkomplexen meist ultramikroskopischer Dimension, aus Ultramikronen, besteht. In den Ultramikronen sind aber die Molekeln bezw. Atome vielfach so wie im Kristall verkettet, d. h. solche Ultramikronen sind kristallin.[1]) Denn nicht nur konnte die disperse Phase von

1) Doch mögen auch Ultramikronen vorkommen, in denen andersartige Anordnung der aufbauenden Einzelteilchen herrscht. Vgl. S. 6.

Gallerten in einzelnen Fällen sicher als winzigste Kristalle erwies
werden, sondern man sah auch ultramikroskopische Teilchen, der
Kristallnatur nicht unmittelbar zu erkennen war, zu Kristallen hera
wachsen oder sich zu solchen zusammenlegen, woraus ihre Krista
natur indirekt folgt. v. Weimarn, dem wir zahlreiche einschlägi
Beobachtungen verdanken, bezeichnet die Gallertbildung bei koll
dalen Lösungen als einen mit Kristallisation identischen Prozeſz.
neuestens haben Debye und Scherrer, Herzog und Janc
gezeigt, daſz manche kolloidale Substanzen, z. B. Zellulose u
Seide, gleich Kristallen Röntgenstrahlen zu beugen vermögen u
zwar gemäſz den Einzelheiten bei diesem Vorgang aus winzig
Kriställchen zusammengefügt sein müssen, die eine gewisse O
nung einhalten. Für eine hochdisperse kolloidale Goldlösung kon
Scherrer errechnen, daſz jedes Ultramikron einen winzigen K
stall aus nur etwa 400 Goldatomen darstellt und nach Debye u
dem ebengenannten Forscher geht die Zerteilung in Ruſz (Grapl
bis auf kristalline Komplexe von 30 Atomen Kohlenstoff h
unter.[1]) Kolloide und Kristalle stehen also nicht in grundsätzlich
Gegensatz, sondern Kolloide sind durch einen gewissen Disper
tätsgrad, eine bestimmte Gröſze der dispersen Teilchen, geke
zeichnet, die man konventionell auf das Intervall von etwa $^1/_{10000}$
$^1/_{1000000}$ mm zu begrenzen pflegt; nach oben hin gehen kolloic
Lösungen in Suspensionen und Emulsionen, nach unten hin in ec
molekular- und iondisperse Lösungen über.

Da nun die Substanzen des Tierkörpers gröſztenteils zu den Kolloi
gehören, erhellt, welche Bedeutung das Gesagte für die Vorstell

1) Es muß sogar nach den heutigen Vorstellungen über den Feinbau der Ma
als äußerst wahrscheinlich gelten, daß bereits Molekeln und Atome v
torielle Eigenschaften besitzen, die eben die Grundlage dafür geben,
sie sich zu anisotropen Gebilden von größerer Ausdehnung (Ultramikro
Kristallen) zusammenlegen können. Nach F. Rinne, der in einem empfehl
werten Büchlein „Das feinbauliche Wesen der Materie nach dem Vorbilde
Kristalle" 2. und 3. Aufl., Berlin 1922, einen Überblick über die jetzt gelter
Anschauungen auf diesem Gebiete gibt, sind Gase charakterisiert, durch re
lose Anordnung anisotroper Molekeln in schneller Bewegung und gro
Abständen, Flüssigkeiten durch regellose Anordnung anisotro
Teilchen in geringem Abstand und mit eingeschränkter Beweglichkeit, tropf
flüssige Kristalle (O. Lehmann) durch anisotrope Molekeln,
mehr oder weniger regelmäßig orientiert, oft mit einer Richtung parallel ste
aber keine dreidimensionale Periodizität der Anordnung zeigen, Beweglich
der Molekeln eingeschränkt, Abstand gering, Kristalle durch Anordnung
Teilchen (Atome oder Molekeln) in Raumgitterstellung, Bewegung
Teilchen nur noch um Gleichgewichtslagen.

von seinem feinsten Bau besitzt. Erschiene doch z. B. das Protoplasma aus kristallinischen Körnchen zusammengesetzt, die mit verschiedenen Dispersionsmitteln angefeuchtet sind (v. Weimarn), oder als ein schwammiges Gerüst kleiner Kriställchen (O. Lehmann). Ähnliche Gedanken hat in früherer Zeit vor allem C. Nägeli vielfach ausgesprochen (s. S. 9).

An sich braucht eine kolloidale Masse, auch wenn ihre Ultramikronen doppelbrechend sind, im ganzen keine Anisotropie zu zeigen, weil sich die doppelbrechende Wirkung der einzelnen Ultramikronen infolge regelloser Lagerung gegenseitig aufheben kann.[1]) Wenn aber die Teilchen einigermaßen gleichsinnig ausgerichtet sind, dann summieren sich ihre anisotropen Wirkungen und werden so für unsere Mittel nachweisbar.[2]) Soll also ein kolloidales System als ganzes Doppelbrechung zeigen, dann müssen noch besondere richtende Einflüsse in Kraft treten. Nach erfolgter Ausrichtung der Ultramikronen kann sich ein

1) Denn selbst in den dünnsten, praktisch in Frage kommenden Schichten werden die Ultramikronen infolge ihrer geringen Dimensionen in sehr großer Zahl übereinander liegen und damit sind bei regelloser Anordnung Bedingungen für eine völlige Kompensation ihrer Wirkungen mit höchster Wahrscheinlichkeit, d. h. stets, gegeben. Lägen nur wenige Ultramikronen übereinander, oder wäre bei derselben Schichtdicke ihre Größe beträchtlicher, was auf ähnliche Wirkung hinausgeht, so würde die Kompensation nur unvollkommen ausfallen, d. h. es wären bei hinreichend empfindlichen Instrumenten Anzeichen von Doppelbrechung wahrnehmbar. — Im übrigen ist zu berücksichtigen, daß kristallinische Ultramikronen, wenn dem regulären System angehörig, einfachbrechend sind. — Die Isotropie eines regulären Kristalls ist natürlich ihrem Wesen nach verschieden von der Isotropie eines regellosen Durcheinanders von anisotropen Ultramikronen; im letzten Falle handelt es sich um einen nach allen Richtungen gleichen Mittelwert der Anisotropie, im ersten dagegen um eine im Feinbau begründete absolute Gleichwertigkeit aller Richtungen.

2) Einen für die Erläuterung solcher Verhältnisse sehr geeigneten Fall hat unlängst W. Reinders (Anisotrope kolloide Lösungen, Kolloidzeitschr. Bd. 21 (1917), S. 161) beschrieben. Die kolloidalen Lösungen von Vanadiumpentoxyd (Bleioxyd und Quecksilberchlorid) sind beim Rühren und Fließen doppelbrechend. Vanadiumpentoxyd kann unter bestimmten Bedingungen aus wässerigen Lösungen in Form kleiner mikroskopischer Nadeln erhalten werden. Die Vanadiumultramikronen ähneln diesen Nadeln und zeigen das Wachstum von Kristallen; es ist also wahrscheinlich, daß auch die Ultramikronen kristallinisch sind. — Eine Ausrichtung der Ultramikronen kann auch durch elektromagnetische Kräfte herbeigeführt werden. So beobachteten z. B. C. Bergholm und Y. Björnstahl (Elektrische Doppelbrechung in Kolloiden, Physikal. Zeitschr. Bd. 21 (1920), S. 138), daß kolloidale Gold- und Silberlösungen im elektrischen Feld doppelbrechend wurden, woraus sie weiterschließen, daß die Partikelchen keine sphärische Symmetrie haben.

kolloidales System rein optisch ebenso verhalten wie ein Kristall; aber, da ihm als Ganzem jener charakteristische Raumgitteraufbau fehlt, der den Kristall geschlossen durchzieht, so mangeln einem solchen doppelbrechenden Körper die für die Kristalle bezeichnenden Symmetrieverhältnisse, d. h. Kristalltracht, Spaltbarkeit usw.

Nun muſz aber bereits hier hervorgehoben werden, daſz, wie den Atomen und Molekeln, so auch den Ultramikronen unter gewissen Umständen die Fähigkeit zukommt, aus eigenen Kräften eine gesetzmäſzige Anordnung einzunehmen, wie man z. B. den folgenden Ausführungen von G. Weissenberger[1]) entnehmen mag: „Gleich den Lösungen von kristallisierenden Salzen besitzen Dispersoide, wenn ein bestimmtes Konzentrationsgebiet überschritten wird, das Bestreben nach einer regelmäſzigen Anordnung der in der Dispersion enthaltenen Teilchen. Eine räumliche Behinderung der freien Eigenbewegung[2]) scheint die Voraussetzung hierfür zu sein.... Die Struktur erster Ordnung stellen die Primärteilchen dar. Sie sind die Bausteine, welche die Strukturen höherer Ordnung aufbauen. Die Primärteilchen können entweder kristallinischer Natur sein, wie es an manchen organischen und anorganischen Gelen durch die ultramikroskopische Untersuchung wahrscheinlich gemacht worden ist, oder aber können ein Haufwerk von Molekülen darstellen, was für eine groſze Zahl anderer Kolloide zutreffen dürfte.[3]) Die Anordnung der Moleküle zu diesen Aggregaten muſz ebenfalls nach bestimmten Regeln erfolgen, weil man unter gleichen Bedingungen immer die gleichen Primärteilchen erhält.... Man kann sich die Struktur dadurch entstanden denken, daſz sich, wie bereits Wo. Ostwald (Grundriſz der Kolloidchemie, Dresden 1912, S. 180) vermutet, die Primärteilchen mit ihren Wasserhüllen oder aber direkt... aneinander lagern nach verschiedenen regelmäſzigen Arten, nach denen sich Kugeln im Raum anordnen können. Solche Konglomerate schlieſzen nun ihrerseits wieder zusammen.... Ebenso wie

1) Über die Strukturen in dispersen Systemen, Kolloidzeitschr. Bd. 29 (1921) S. 113; vgl. auch R. Zsigmondy, Zur Erkenntnis der Kolloide, Jena 1919 insbes. S. 182. 2) Die Ultramikronen in kolloidalen Lösungen sind in ständiger Bewegung begriffen (Brownsche Molekularbewegung). 3) Neuestens hat F. Haber (Über amorphe Niederschläge und kristallinische Sole, Ber. D. Chem. Ges. Jhg. 55 (1922), S. 1717) die Umstände genauer erläutert, unter denen es zur Bildung ungeordneter (amorpher Niederschläge) oder geordneter Molekelaggregate kommt. Es ist das Verhältnis von Häufungs- und Ordnungsgeschwindigkeit maßgebend; überwiegt die erste, so entstehen regellose Haufwerke, überwiegt die letzte, dann werden die Teilchen in Raumgitterstellung übergeführt.

übersättigte Lösungen von kristallisierenden Stoffen gegen Impfung mit einem Kristallkeim empfindlich sind, werden in Flüssigkeiten, welche im Begriff sind, eine Struktur auszubilden, diese Vorgänge durch Einbringung eines Strukturelements einer verwandten Lösung beschleunigt, es werden Ausbildungszentren geschaffen. Die Entwicklung der Strukturen hat ein optimales Gebiet entsprechend der Voraussetzung gegenseitiger räumlicher Behinderung der Teilchen... Das Optimum dürfte im Gebiet der Kolloide geringeren Dispersitätsgrades an der Grenze gegen die Systeme zu suchen sein, die man als Trübungen bezeichnet. Unter günstigen Verdichtungsverhältnissen, wie sie bei langsamer Koagulation einer Trübung gegeben sind, kann die Entwicklung der Strukturen bis ins makroskopische Gebiet hinein verfolgt werden". —

Neben der im vorstehenden entwickelten Anschauung über die Ursachen der Doppelbrechung kolloidaler Substanzen sind auch andere Vorstellungen über das Wesen der Anisotropie organisierter Körper geäußert worden, die wir einer kurzen Betrachtung unterziehen müssen.

Seit Brewster weiß man, daß feste isotrope Körper, z.B. Glas, durch Druck und Zug, auch durch ungleichmäßige Erwärmung doppelbrechend werden, und früher glaubten einzelne Forscher, die Doppelbrechung der organisierten Substanzen käme in ähnlicher Weise wie beim gepreßten Glas zustande. Eine solche Anschauung ist aber schon längst als unhaltbar erkannt; denn die Doppelbrechung beim gepreßten Glas bleibt nur so lange bestehen, wie die mechanische Einwirkung andauert und verschwindet mit ihrem Wegfall (temporäre akzidentelle [1]) Doppelbrechung). Wenn es nun auch gelegentlich geschehen mag, daß bestimmte Teile des Tierkörpers sich unter Druckspannung befinden und daher doppelbrechend werden, so kommt eine derartige Erklärung für die überwältigende Mehrzahl der Fälle aber nicht in Frage. Denn die Anisotropie von Bestandteilen des Tierkörpers ändert sich im allgemeinen nicht, wenn man sie etwaigen mechanischen Einflüssen ihrer Umgebung durch Isolation entzieht.

Allerdings läßt sich Glas dadurch dauernd in Doppelbrechung versetzen (permanente akzidentelle Doppelbrechung), daß man das geschmolzene rasch abkühlt; alsdann entstehen nämlich bleibende

1) Unter akzidenteller Doppelbrechung versteht man die Doppelbrechung, die einem Körper durch äußere Einflüsse aufgeprägt wird, im Gegensatz zu der Anisotropie der Kristalle, die in deren Wesen begründet ist.

Spannungen (ungleichmäßige Druckverhältnisse), die brechung Veranlassung geben. Aber auch mit diesen doppelbrechend gewordenen Glas sind die organisierter nicht vergleichbar. Denn während beim Zerschlagen e Glasstückes die Spannungen aufgehoben werden und dam brechung erlischt, erweisen sich die organisierten Substai kleinste Stücke zerteilt, unverändert doppelbrechend.

V. v. Ebner [1]) hat dargelegt, daß die Doppelbrechun ter Substanz nicht mit den vorhin besprochenen Ee: zusammengestellt werden darf, die auf der Gegenwirkı Massen des doppelbrechenden Körpers beruhen, wohl wesentlichen Punkten sich der akzidentellen brechung vergleichen läßt, die imbibierte (c bezw. gequollene) Substanzen unter mechanis kung annehmen.[2]) Läßt man z. B. Leimgallerte in tem Zustande trocknen, so bleibt der erhärtete Lei kleinste Stückchen zerteilt, doppelbrechen ruft die Spannung eine Ausrichtung der kleins der Gallerte herbei, die durch das Trocknen, schiebbarkeit der Ultramikronen aufhebt, dauernd fi v. Ebner stellte sich nun vor, daß die Doppelbrechung Substanzen darauf zurückgehe, daß sie während ihre Einflüssen ausgesetzt seien, die eine Ausrichtung ihrer k chen herbeiführten, welche Anordnung dann in fertig auch beim Fortfallen richtender Einwirkungen, dauei bleibe („Spannungsanisotropie organisie stanzen").

Im besonderen nahm nun v. Ebner an, daß die klein: durch die „in verschiedenen Richtungen dene Lagerung die Doppelbrechung bedingen, und durch, daß dieselben selbst Kristalle s kristallinische Natur der kleinsten Teil nisierter Substanzen, der „Micelle" (Einzahl: da

1) Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisier Leipzig 1882. 2) Quellung eines festen Körpers, etwa einer trocke beruht auf der Einlagerung von Wasser (oder einem anderen Di: zwischen die zunächst dicht auf einander gelegenen Teilchen der c und ist bedingt durch gegenseitige Anziehung von Dispersionsmitte Phase. Mit zunehmender Quellung wird der feste Körper zu einer begrenzt quellende Körper gehen schließlich in Lösung über.

Micellum, Verkleinerungsform vom lat. mica = Krümchen, Körnchen), hatte aber insbesondere C. Nägeli[1]) vertreten.

Dieser Botaniker hat, in genialer Intuition den kolloidchemischen Forschungen vorausgreifend, folgende Vorstellungen vom Bau der organisierten Substanzen entwickelt. Sie sind nicht unmittelbar aus den Molekülen aufgebaut, sondern ihre nächsten Bestandteile stellen kristallinische Molekelgruppen aus vielen tausend Molekeln dar, Micelle, die im imbibierten Zustand je durch eine Wasserschicht von einander getrennt sind. Ihre Kristallnatur ergibt sich vorzüglich aus dem optischen Verhalten gegen das polarisierte Licht, ihre Benetzung mit Wasserhüllen aus den Erscheinungen beim Aufquellen und Eintrocknen organisierter Substanzen. Wie ein Salz- oder Zuckerkristall sich im Wasser in die einzelnen Molekeln auflöst, so können die organisierten Körper in einer geeigneten Lösungsflüssigkeit in die Micelle zerfallen (Micellarlösung); erst nachdem dieser Zerfall eingetreten ist, kommt eine Zerlegung der Micelle selbst in kleinere Teilchen in Frage. Die Micelle sind in Lösung viel weniger beweglich als die Molekeln und legen sich daher leicht zu Micellverbänden aneinander. So mußz man sich das Gelatinieren einer Leimlösung derart vorstellen, daßz die Micelle sich in Ketten aneinander hängen und ein Gerüst von Balken mit weiten Maschen bilden, in denen das Wasser eingeschlossen ist. Die Micellarlösungen lassen sich zu langen dünnen Fäden ausziehen; indem nämlich die Micelle sich in Ketten aneinander legen, wirken sie dem Bestreben der beweglichen Wassermolekeln zur Tropfenbildung entgegen. Während Nägeli ursprünglich annahm, das Micell wachse wie ein einfacher Kristall durch Anlagerung, hebt er später hervor, daßz auch mehrere oder viele Micelle sich miteinander zu einem zusammengesetzten vereinigen, ja daßz diese wiederum sich zusammenlagern können, sodaßz zuletzt ein vielfach zusammengesetztes Micell entsteht; bei der Quellung, die eine Einlagerung von Wasser zwischen die Micelle darstellt, erfolgt die Trennung entsprechend stufenweise. Die Verwachsung der Micelle kann allseitig erfolgen und so mehr oder weniger isodiametrische Körperchen liefern, oder sie kann einseitig sein und fibrillenförmige Körper-

1) Die Stärkekörner, Zürich 1858, und Die Anwendung des Polarisationsapparates auf die Untersuchung der vegetabilischen Elementarteile, Sitzber. Baier. Akad. Wiss. München 1862, S. 290 (vgl. auch Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, München u. Leipzig 1884, insbes. S. 35 f, 62, 95 f, 114 f u. 587, und Theorie der Gärung, München 1879, S. 98 f und 121 f, ferner H. Ambronn, Über die akzidentelle Doppelbrechung im Zelloidin und in der Zellulose, Nachr. K. Ges. Wiss. Göttingen, Math. physikal. Kl. 1919). — Spätere Autoren haben Micell als Femininum „Die Micelle" (in der Einzahl) gebraucht, sodaß man jetzt beiderlei Bezeichnungen begegnet.

chen bilden. Die Micellbildung kommt nicht blos bei
Körpern vor, sondern der gallertartige Zustand, in dem
und andere anorganische Verbindungen auftreten, deute
Wahrscheinlichkeit darauf hin, dafz auch hier die Bildung
und Micellverbänden Platz greift. Nägeli unterscheide
des Feinbaues: Atome, Molekeln, Pleone (das sind di
„Molekeln + Kristallwasser" in kristallwasserführenden
Micelle, Micellverbände. Nur die letzten können eine s
erreichen, dafz sie im Mikroskop sichtbar werden. —
diesen Ausführungen für Micellarlösung kolloidale Lösun
und Micellverbände Ultramikronen, dann erhellt ohne
wesentliche Übereinstimmung zwischen der Micellarthe
Ergebnissen der Kolloidchemie.

Insoweit die Annahme kristallinischer Micelle sich dar
dafz organisierte Substanzen im imbibierten Zustande dur
Zug ihre doppelbrechenden Eigenschaften nicht merklich
ten, hat v. Ebner Nägeli auf Grund von zahlreichen V
Bestandteilen des Tierkörpers (auch einzelnen pflanzliche
widersprochen. Doch darf daraus nicht eine völlige Ab
Vorkommens von „kristallinischen" Micellen hergeleitet w
nicht nur bieten die bereits erwähnten Erfahrungen der K
(s. S. 4) und neuestens der Röntgenspektroskopie de
weise auf anisotrope Beschaffenheit mancher Ultramikro
es liegen auch Beobachtungen vor, die unzweifelhaft
Eigendoppelbrechung der ausgerichtete
linischen Ultramikronen — im folgenden als
doppelbrechung bezeichnet — und der unmittelb
mechanische Bewirkung eines kolloidalen Sys
ten akzidentellen Doppelbrechung — wie auch immer
Gründe sein mögen — unterscheiden lassen.

Eines der schönsten und lehrreichsten Beispiele hierfür
halten des Kirschgummis, das H. Ambronn[1])
sucht hat. Allerdings ist zu bemerken, dafz das Ve
folgenden Ausführungen die Kenntnis gewisser Dinge vo
erst später (s. S. 50 f) erläutert werden.[2])

Harter, spröder Kirschgummi verhält sich optisch g
nische Bewirkung wie Glas, d. h. er wird durch Druc
doppelbrechend in bezug auf die Druckrichtung. Ge

1) Das optische Verhalten und die Strukturen des Kirschgummis, B
Bd. 7 (1899), S. 103. 2) Leser, denen die Erscheinungen der Dopp
nicht vertraut sind, mögen daher diesen Abschnitt zunächst üb
später nachholen.

Gummi dagegen, von kautschukähnlicher Konsistenz[1]), nimmt, langsam zusammengepreßt, positive Doppelbrechung an. Drückt man aber gequollenen Gummi schnell zusammen, so tritt erst wie bei Glas negative und dann, nach kurzer Zeit, positive Doppelbrechung ein.

Diese Erscheinungen erklärt Ambronn folgendermaßen: Fester Kirschgummi besteht aus anisotropen Micellen, deren Doppelbrechung aber mangels Ausrichtung nicht zutage tritt; in seinem gewöhnlichen Zustande verhält er sich also wie ein isotroper Körper. Preßt man ihn demnach zusammen, so zeigt er, etwa wie Glas, echte Spannungsanisotropie; dabei kommt es nicht zu einer Ausrichtung der kleinsten Teilchen; denn im festen Zustand sind so weitgehende Verlagerungen der Micelle gegeneinander nicht möglich. Preßt man dagegen gequollenen Gummi langsam zusammen, so ist den Micellen Gelegenheit geboten, sich auszurichten, und es kommt nun ihre eigene Anisotropie zutage, die — ebenfalls auf die Druckrichtung bezogen — entgegengesetzten Charakter hat wie die Spannungsanisotropie. Bei schnellem Zusammendrücken von gequollenem Gummi erscheint zunächst eine echte Spannungsanisotropie, da die Verlagerung der Teilchen Zeit erfordert; diese macht aber sehr bald der Micellaranisotropie Platz, wenn nämlich die Micelle sich ausgerichtet haben.

Die Richtigkeit dieser Erklärungen findet darin weitere Stützen, daß sich auch die folgenden an Kirschgummi zu beobachtenden Tatsachen ihr ohne weiteres einfügen. Preßt man nämlich ein hartes Stück Gummi — es wird gemäß dem oben Gesagten dabei negativ doppelbrechend — und läßt es im gepreßten Zustand quellen, dann nimmt es nach und nach positiven Charakter an, indem sich beim Quellen allmählich die Ausrichtung der Micelle vollzieht; läßt man es nun (in gepreßtem Zustand) wieder trocknen, so bleibt die Ausrichtung und mit ihr die positive Doppelbrechung erhalten. Man kann den Versuch auch so anstellen, daß man ein gequollenes Stück preßt; auch alsdann bleibt die der so erzielten Orientierung der Micelle entsprechende positive Anisotropie nach dem Trocknen bestehen.

1) Man wähle nach Ambronn möglichst klare Stücke von Kirschgummi aus, löse sie in Wasser, filtriere durch doppelte Lagen von Fließpapier und lasse die eingedickte Lösung auf Glasplatten oder Quecksilber eintrocknen. Die so gewonnenen Platten lasse man in 75 %igem Alkohol oder auch in einem feuchten Raume quellen. In diesem Zustande kann man sehr bequem Würfel, Streifen u. s. w. herausschneiden. Für das Gelingen der Versuche ist der richtige Quellungsgrad sehr wesentlich und gegebenenfalls auszuproben. Wohl auf Unterschiede in den Versuchsbedingungen ist es zurückzuführen, wenn v. Ebner (Der Kirschgummi und die kristallinischen Micelle) die Beobachtungen Ambronns nicht bestätigen konnte (Sitzber. Akad. Wiss. Wien, 1889, Math. naturw. Kl. Bd. 98, Abb. 2a, S. 1280).

Sehr interessant ist schließlich folgender Versuch: Preßt man gequollenen Kirschgummi und läßt den Druck plötzlich aufhören, so tritt für kurze Zeit Verstärkung der Doppelbrechung ein (momentanes stärkeres Aufleuchten, auch über der Gipsplatte als Ansteigen der Interferenzfarben kenntlich). Dasselbe ist der Fall, wenn man einen Streifen dehnt und plötzlich losläßt. Diese seltsame Erscheinung erklärt sich nach Ambronn folgendermaßen: Der Druck an sich bedingt negative Doppelbrechung, die durch ihn herbeigeführte Ausrichtung der Micelle dagegen positive (beides bezogen auf die Druckrichtung). Die in gepreßtem Zustand (an gequollenem Gummi) zu beobachtende Doppelbrechung ist somit die resultierende aus diesen beiden entgegengesetzten Wirkungen. Fällt also die eine, nämlich der Druck in dem angegebenen Versuch, plötzlich weg, so kommt einen Augenblick die andere, die Micellaranisotropie, rein zur Geltung, indem die durch den Druck herbeigeführte Orientierung auch nach seinem Aufhören noch ganz kurze Zeit erhalten bleibt.

Würde man ähnliche Versuche mit einer Substanz anstellen, bei der der Charakter der Doppelbrechung von Spannungs- und Micellaranisotropie (auf dieselbe Richtung bezogen) gleichsinnig wäre, so ließen sich natürlich diese beiden, ihrem Wesen nach durchaus verschiedenen Faktoren nicht auseinanderhalten.

Daß der optische Charakter der Micellaranisotropie durch den Charakter der Doppelbrechung der einzelnen Teilchen bestimmt wird, geht aus Versuchen hervor, die Ambronn und Schwendener[1]) mit verschiedenen Gummiarten anstellten. Zieht man Fäden aus Kirschgummi, Tragant, von Gummi aus Blattstielen von *Cycas revoluta, Dioon edule, Angiopteris,* so erweisen sie sich (getrocknet) als negativ in bezug auf ihre Längsrichtung; Fäden aus Gummi arabicum oder aus Blattstielen von *Encephalartos horridus* dagegen, als positiv.

Derartige Beobachtungen[2]) lehren also, daß die durch Spannung bedingte Doppelbrechung (imbibierter) kolloida-

1) S. Schwendener, Nochmals über die optisch anomale Reaktion des Traganth- und Kirschgummis (Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1890, S. 1131).

2) Zähe Flüssigkeiten (Öle, Kanadabalsam) werden doppelbrechend, wenn nebeneinander fließende Stromfäden verschiedene Geschwindigkeit haben, indem alsdann infolge der inneren Reibung eine Druckverteilung eintritt, die von dem in einer ruhenden Flüssigkeit vorhandenen, allseits gleichen Druck verschieden ist. Auffallend ist, daß kolloidale Lösungen (Gelatine z. B.) — bei geeigneter Versuchsanordnung — selbst bei relativ geringer Zähigkeit die Anisotropie außergewöhnlich stark zeigen. Mit Ambronn (Ber. D. Bot. Ges. Bd. 7 (1889), S. 108 f.) wird man die letzte Erscheinung wohl damit in Zusammenhang bringen dürfen, daß die einzelnen Micelle selbst schon anisotrop sind (vgl. Anm. 2, S. 5).



a

E. Leitz, Wetzlar, phot.

b

Abb. 1. Pleurosigma angulatum in Luft befindlich: Stäbchendoppelbrechung *a*) Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal, Vergr. 350 : 1, *b*) mittlerer Teil Vergr. 1400 : 1.

ler Medien wesentlich von der durch die Ausrichtung der Teilchen bedingten Doppelbrechung verschieden, und daß die Annahme kristallinischer Micelle zum mindesten in vielen Fällen wohl begründet ist.[1] —

Allerdings kann unter bestimmten Umständen ein geordnetes System aus zweierlei kleinen Teilchen Doppelbrechung zeigen, auch ohne daß die einzelnen Elemente anisotrop sind. Es handelt sich um die früher als Gitter- oder Lamellarpolarisation bezeichneten Erscheinungen, insbesondere ihren in neuerer Zeit als Stäbchendoppelbrechung bekannt gewordenen Unterfall. Bedingung für ihr Auftreten ist, daß die beiderlei Teilchen einen Unterschied im Brechungsindex, bestimmte Form und Lagerung besitzen. Bei stäbchenartiger Form der Teilchen (wenigstens einer der beiden Komponenten) ist der Charakter der Doppelbrechung stets positiv (bezogen auf die Stäbchenachse), gleichgültig welche Komponente den größeren Brechungsindex hat. Zu den bekanntesten Fällen dieser Art rechnet die Doppelbrechung in Luft liegender, feinstrukturierter Diatomeenschalen, z.B. von *Pleurosigma angulatum* (Abb. 1a und b), bei denen das System aus den Strukturen der (amorphen) Kieselsäure und der zwischen ihnen befindlichen Luft zusammengesetzt ist. Dort wo die Strukturen fehlen, wie in der Mittelnaht, mangelt auch Anisotropie. Die Stärke der Doppelbrechung sinkt, wenn die Schalen in Wasser eingelegt werden, sie schwindet in einem Mittel vom Brechungsindex der Schalensubstanz, etwa in Balsam, sie kehrt unter Erhaltung des gleichen optischen Charakters in einem Medium von höherer Brechkraft wieder. Die Stärke der Doppelbrechung ist also in solchen Fällen vom Einschluß- (bezw. Imbibitions)-mittel des Objektes abhängig. Dadurch, daß eine solche Stäbchendoppelbrechung mit Micellardoppelbrechung zugleich auftritt — indem eine der Komponen-

1) In neuerer Zeit mehren sich die Zustimmungen zu den Nägelischen Anschauungen, die seit langem H. Ambronn vertreten hat, sehr. So äußert z.B. R. O. Herzog (Über einige Fragen der Faserstoffchemie, Die Naturw. Bd. 8 (1920), S. 673), daß sie für pflanzliche und tierische Fasern den Tatsachen weitgehend gerecht werden. R. Haller (Die Micellartheorie Nägelis als Arbeitshypothese bei der Erforschung chemischer und physikalischer Veränderungen der Baumwollfaser, insbesondere der Färbung, Kolloidzeitschr. Bd. 20. (1917), S. 127) befürwortet ebenfalls die Nägelischen Anschauungen auf Grund seiner Färbungsversuche. Vgl. auch R. Zsigmondy, Über Gelstrukturen, Physikal. Zeitschr. Bd. 14 (1913) S. 1099.

ten doppelbrechend ist — können wie H. Ambronn[1]) für Zelloidin und Zellulose gezeigt hat, sehr verwickelte, vom Brechungsindex des Durchtränkungsmittel abhängige Erscheinungen (Umkehr des optischen Charakters der Anisotropie) auftreten.

Wie in diesen Fällen durch Beugung im Objekt, so wird auch durch Reflexion und Brechung das Licht (zum Teil) polarisiert und unter solchen Umständen kann die Anwesenheit anisotroper Substanzen vorgetäuscht werden. Je weniger Veranlassung zu Beugung, Reflexion und Brechung gegeben ist, je mehr also das Objekt aufgehellt ist, wie man in der mikroskopischen Technik zu sagen pflegt, um so mehr werden derartige Phänomene zurücktreten. —

Stellen wir die wichtigsten der im Vorhergehenden besprochenen Fälle, unter denen Doppelbrechung zu beobachten ist, übersichtlich zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Kristallanisotropie bedingt durch den gesetzmäßigen (atomistischen) Raumgitterbau im Sinne von v. Laue bei den Kristallen des hexagonalen, quadratischen, rhombischen, monoklinen und triklinen Systems, der zugleich deren Symmetrieverhältnisse mit sich bringt, wie sie in der Ausbildung von Kristallflächen, in Spaltbarkeit und Ätzfiguren usw. zum Ausdruck kommen.

2. Micellardoppelbrechung bedingt durch eine gewisse Ausrichtung anisotroper (kristallinischer) Micelle in kolloidalen Substanzen. Doppelbrechenden Gebilden dieser Art fehlt der Raumgitterbau; ihre Feinbauteilchen weisen einen geringeren Grad von Ordnung auf, ähneln darin den flüssigen Kristallen und können gleich diesen als halbisotrope Strukturen bezeichnet werden. Die Ordnung der Micelle kann durch ihre gegenseitige Anziehung aber auch durch andere Umstände (Spannungen z. B.) zustande kommen. Der Charakter der Doppelbrechung wird durch den der Micelle bestimmt.

3. Stäbchendoppelbrechung bedingt durch die Zusammensetzung des doppelbrechenden Systems aus zweierlei Teilchen — die auch isotrop sein können — von verschiedener Lichtbrechung, gesetzmäßiger (stäbchenartiger) Form und Anordnung. Der optische Charakter der Stäbchendoppelbrechung ist immer positiv. Beispiel: Diatomeenschalen in einem Medium von abweichendem Brechungs-

1) Über die akzidentelle Doppelbrechung im Zelloidin und in der Zellulose, Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math. physik. Kl. 1919, zusammenfassende Übersicht bereits früher veröffentlichter Arbeiten, vgl. insbes.: Über Stäbchendoppelbrechung im Zelloidin und in der Gelatine, Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie Bd. 32. (1915), S. 43 und Über das Zusammenwirken von Stäbchendoppelbrechung und Eigendoppelbrechung III, Kolloidzeitschr. Bd. 28 (1917), S. 173.

index. Stäbchendoppelbrechung kann auch mit anderen Formen der Anisotropie (so Micellaranisotropie) zusammen auftreten.

4. Spannungsdoppelbrechung bedingt durch ungleichmäßige Druckverteilung in isotropen aber auch anisotropen Körpern; Beispiel gepreßtes, aber auch schnell abgekühltes Glas, überhaupt im allgemeinen feste Körper (s. Anm. 2 S. 12). Doch können gelegentlich auch imbibierte kolloidale Substanzen auf mechanische Einwirkungen mit Spannungsanisotropie reagieren (s. Kirschgummi S. 11 f.). —

Alle vorgenannten Fälle der Doppelbrechung werden uns auch im Tierkörper begegnen. Finden wir z. B. doppelbrechende Bestandteile aus kohlensaurem Kalk im Organismus, die in ihrem optischen Verhalten (und auch ihren sonstigen Eigenschaften z.B. Spaltbarkeit, Ätzfiguren, im spezifischen Gewicht) mit dem in der unbelebten Natur vorkommenden kristallisierten kohlensauren Kalk (Calcit, Aragonit) übereinstimmen, so werden wir trotz mangelnder Kristallform die Ursache ihrer Doppelbrechung in ihrer Kristallnatur suchen müssen, da die Kristalltracht auch sonst durch besondere Umstände beim Wachsen des Kristalls unterdrückt werden kann. Oder treffen wir auf doppelbrechende Fettropfen, so sind die an ihnen beobachteten Erscheinungen in berechtigte Analogie mit den Eigenschaften der tropfbar flüssigen Kristalle zu setzen.

Handelt es sich um Gebilde aus kolloidalen Substanzen, dann werden wir annehmen können, daß bei der Entstehung dieser Gebilde Kräfte wirksam waren, die eine Orientierung der kleinsten Teilchen herbeiführten, die sich dann als Micellar- oder auch als Stäbchendoppelbrechung bemerkbar macht. Die Art der ausrichtenden Kräfte läßt sich aus dem fertigen Zustande nicht ohne weiteres erschließen; es ist keineswegs sicher, daß es sich stets um Wachstumspannungen in dem sich entwickelnden Substrat handelt. Vielmehr können auch andere physikalische Momente, darunter vor allem die intermicellare Anziehung, in Frage kommen. Da unsere Kenntnisse über die gestaltenden Ursachen im Organismus überhaupt noch in den Anfängen stehen, so führt meist selbst die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte solcher Gebilde nur zu mehr oder minder unsicheren Vorstellungen hierüber. Welche Form der Anisotropie jeweils vorliegt, wird also in jedem einzelnen Falle Gegenstand einer möglichst vielseitigen Prüfung und Erwägung sein müssen.

Wenn so die Frage nach den Ursachen der Doppelbrechung bei den Bestandteilen des Tierkörpers nicht immer eine hinreichende und abschließende Beantwortung erfahren kann, so ist doch ihr Nachweis

an sich schon von großer Bedeutung. Verrät er uns doch stets einen Feinbau der betreffenden Gebilde, eine Ordnung ihrer kleinsten Teile, die oft in keiner anderen Weise erkannt werden kann. Daher lassen sich aus den Erscheinungen in polarisiertem Licht Bauverhältnisse erschließen, die der gewöhnlichen mikroskopischen Untersuchung nicht mehr zugänglich sind. Aber auch auf dem Gebiet der sichtbaren (biologischen) Strukturen leistet das Polarisationsmikroskop unschätzbare Dienste: manche von ihnen treten deutlicher hervor als im gewöhnlichen Licht oder lassen sich einfacher sichtbar machen, als sonst durch Färbung usw. möglich wäre. Da die Doppelbrechung als e i n e Folge der Anisotropie zu den übrigen physikalischen Eigenschaften der betreffenden Körper, wie Dichte, Dehnbarkeit, Quellungszustand usw. in gesetzmäßigem Zusammenhang steht, so lassen sich auch bemerkenswerte Aufschlüsse hierüber gewinnen. Durch die Einfügung polarisationsmikroskopischer Beobachtungen in das sonstige biologische Tatsachenmaterial bieten sich neue Möglichkeiten zur Beantwortung der verschiedensten Fragen. Wir werden eine Reihe von Beispielen kennen lernen, in denen der Biologe Aufgaben mit dem Polarisationsmikroskop löst, die ganz anders geartet sind als jene, zu deren Bewältigung Physiker, Mineralog und Chemiker das polarisierte Licht gewöhnlich zu gebrauchen pflegen. Auf fast allen Gebieten der Tierbiologie zeigt sich das Polarisationsmikroskop als ein Werkzeug, das sich zweifellos immer mehr die Wertschätzung erringen wird, die es in den eben genannten Disziplinen seit längerer oder kürzerer Zeit bereits besitzt, und das umsomehr, als es in letzter Zeit nicht unwesentliche optische Verbesserungen erfahren hat.

ERSTER TEIL
DAS UNTERSUCHUNGSVERFAHREN [1])

ABSCHNITT I
DAS POLARISATIONSMIKROSKOP

Licht kann man sich als Schwingungen (periodische Bewegungen um eine Gleichgewichtslage herum) von Lichtätherteilchen vorstellen, die senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung eines Strahles erfolgen. Bei gewöhnlichem Licht ist hierbei die Schwingungsebene der Ätherteilchen nicht festgelegt, sondern wechselt außerordentlich schnell. Polarisiertes (sog. linear polarisiertes) Licht unterscheidet sich von gewöhnlichem dadurch, daß ein und dieselbe Schwingungsebene dauernd beibehalten wird (vgl. Abb. 2).

Polarisiertes Licht gewinnt man vor allem mittels Polarisationsprismen aus Kalkspat, die eintretendes gewöhnliches Licht als polarisiertes abgeben (vgl. Anm. 1 S. 23). Die Schwingungsebene des austretenden polarisierten Lichtes wird kurz als die Schwingungsebene des Prismas bezeichnet. Bringt man ein doppelbrechendes Objekt

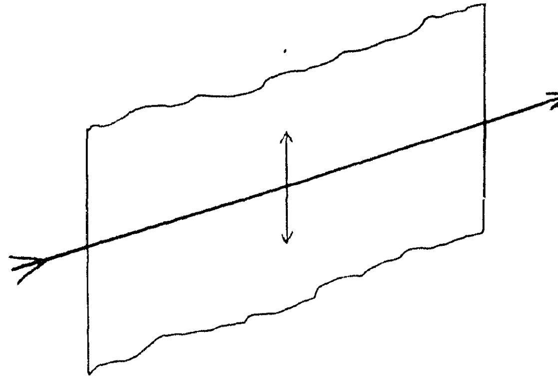
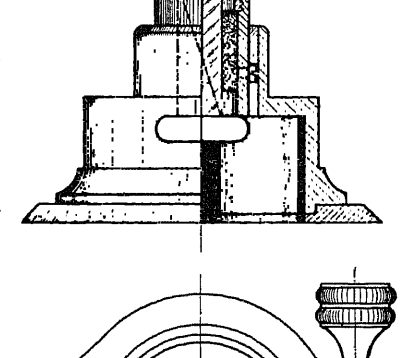


Abb. 2. Schema zur Erläuterung der Beziehungen zwischen Fortpflanzungsrichtung (großer Pfeil), Schwingungsrichtung (kleiner Doppelpfeil) und Schwingungsebene (abgebrochen gezeichnete Fläche) eines linear polarisierten Lichtstrahls.

1) Über die Gesichtspunkte, die bei der Ausarbeitung dieses Teiles maßgebend waren, vgl. im Vorwort S. IV. Für weiteres Studium kommen zunächst in Frage: E. Weinschenk, Das Polarisationsmikroskop, Freiburg 1919 und H. Ambronn, Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops bei histologischen Untersuchungen, Leipzig 1892, dann die Lehrbücher der Kristalloptik.

zwischen zwei derartige Prismen, die (gewöhnlich) so angeordnet werden, daſz ihre Schwingungsebenen sich rechtwinklig kreuzen, so zeigen sich sehr charakteristische von der Stellung des Objektes abhängige optische Erscheinungen. Einfach brechende Objekte dagegen bleiben bei der gleichen Versuchsanordnung dunkel, wie auch immer ihre Lage sein mag. Ein Mikroskop, das die Objekte mittels einer derartigen Einrichtung („in polarisiertem Lichte") zu untersuchen gestattet, ist ein Polarisationsmikroskop.



Jedes Mikroskop mit drehbarem Tisch [1]) — behelfsmäſzig läſzt er

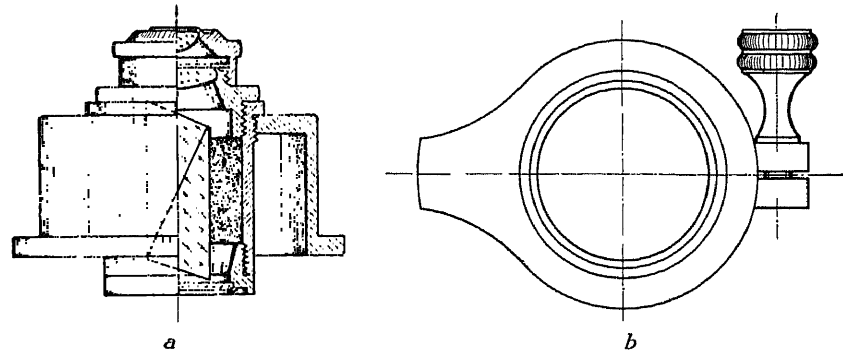


Abb. 3. Polarisationseinrichtung zum Einsetzen ins gewöhnliche (biologische) Mikroskop (von E. Leitz, Wetzlar). *a)* Polarisator in Verbindung mit einem Kondensor („Polarisationskondensor"), der anstelle des gewöhnlichen (Abbeschen) Kondensors eingefügt wird; die obere Linse des Polarisationskondensors kann ausgeschraubt werden; sie wird nur gebraucht für Beleuchtung mit hoher Apertur (bei starken Objektiven, insbesondere bei Beobachtung von Achsenbildern). *b)* Der Aufsatzanalysator (oben) mit Schlitz zum Einschieben einer Gipsplatte wird einem dem Okularende des Tubus aufklemmbaren Ring (unten) aufgelegt. Da der Analysator Gradteilung, der Ring eine Strichmarke besitzt, so kann, nachdem die Prismen gekreuzt sind, und dann die Marke einmal auf dem Nullpunkt der Teilung eingestellt und der Ring in dieser Stellung befestigt wurde, der Analysator nach dem Abnehmen stets wieder ohne weiteres in richtiger Stellung aufgesetzt werden.

1) Die Drehachse des Tisches und die Sehachse des Mikroskops müssen zusammenfallen, der Tisch (bezw. das Objektiv) soll gut „zentriert" sein, wie man kurz sagt, damit während seiner Bewegung das Objekt nicht aus dem — insbesondere bei starken Objektiven — kleinen Sehfeld verschwindet. Am besten geschieht das durch Einrichtungen, die das Objektiv entsprechend ausrichten. Der „zentrierbare Objektivzangenwechsler" von E. Leitz gestattet, beliebig viele Objektive für ein Instrument durch einmaliges Justieren bei wechselndem Gebrauch dauernd zentriert zu erhalten (vgl. Abb. 4). Dort wo sehr schnelles Wechseln verschiedener Objektive nötig (Beobachtungen an lebenden Objekten), ist ein gut zentrierter Revolver vorzuziehen. — Für manche Zwecke ist es erwünscht, wenn der Drehtisch mit Gradteilung versehen ist.

sich durch eine aufgelegte mit Ring in die Tischöffnung eingreifende Kreisscheibe ersetzen — kann durch Einfügung zweier Polarisationsprismen (Nicolscher oder anderer Konstruktion, oft kurz „Nicols" genannt) in ein Polarisationsmikroskop verwandelt werden. Das eine der beiden Prismen, der Polarisator, wird unter dem Objekttisch (bezw. unter dem Kondensor) eingeschaltet, das andere, der Analysator, am einfachsten dem Okular (als sog. Aufsatz- oder Hutnicol) aufgestülpt (vgl. Abb. 3). Es empfiehlt sich, die Polarisationsprismen, da sie an ihren Stellen je nach den Besonderheiten (Dimensionen usw.) des betreffenden Mikroskops in etwas verschiedener Weise angebracht werden, von der Werkstätte zu beziehen, die das Mikroskop lieferte.

Am besten setzt man, falls die Schwingungsebenen an den Polarisationsprismen nicht markiert sind, den Polarisator zunächst allein ein. Zum Auffinden der Schwingungsebene bedient man sich im allgemeinen eines gefärbten doppelbrechenden (pleochroitischen) Kristalls z. B. des Turmalins. Da ein solcher Biologen gewöhnlich nicht zur Hand ist, geht man — wesensgleich — in folgender, an Beobachtungen von Ambronn[1]) anknüpfender Weise vor. Auf einem Objektträger läßt man einen Tropfen einer konzentrierten wässerigen Methylenblaulösung eintrocknen und zieht dann durch die angetrocknete Farbe mit einem zugespitzten Hölzchen unter mäßigem Druck einen geraden Strich. Beobachtet man sein Verhalten über dem Polarisator beim Drehen des Objekttisches mit schwacher Vergrößerung, so erscheint er parallel zu dessen Schwingungsebene hell grünlichblau, senkrecht dazu viel dunkler und zwar violett.[2]) Noch deutlichere Erscheinungen gibt Kongorot: parallel der Schwingungsebene des Polarisators ist der Streifen intensiv dunkelrot, unter 90° dazu blaßrot (vgl. S. 39). An Hand der genannten Merkmale stelle man den Polarisator durch Drehen seiner Fassung so, daß seine Schwingungsebene von vorn nach hinten — also in der Symmetrieebene des Mikroskopstativs — verläuft.

Setzt man nun den Analysator dem Okular auf und dreht ihn um seine vertikale Achse, so erscheint bei einer bestimmten gegenseitigen Stellung von Analysator und Polarisator das Gesichtsfeld dunkel. Sind die Schwingungsebenen der Nicols markiert (s. o.), dann findet man, daß Dunkelheit

1) Pleochroismus gefärbter anisotroper Substanzen des Tierkörpers, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie Bd. 44 (1889), S. 301. 2) Ebenso kann natürlich auch die Schwingungsrichtung des Analysators — bei ausgeschaltetem Polarisator — bestimmt werden.

dann herrscht, wenn die Schwingungsebenen rechtwinklig zueinander gekreuzt sind („gekreuzte Nicols“ [1]). Bei der von uns gewählten Orientierung des Polarisators (s. o.) geht also die Schwingungsebene des Analysators nach der Kreuzung von rechts nach links.

Für viele Arbeiten ist es nötig, daſz die Schwingungsebenen durch ein Fadenkreuz im Okular gekennzeichnet sind, das zugleich mit dem Objekt wahrgenommen wird.

Will man bei der beschriebenen Einrichtung zur Beobachtung im gewöhnlichen Licht übergehen, so muſz man den Analysator abnehmen.[2]) Oft genügt es auch, den Analysator an seinem Platz zu belassen, aber bis zur Parallelstellung der Schwingungsebenen beider Nicols zu drehen („parallele Nicols“); alsdann ist das Gesichtsfeld hell.[3])

Für umfangreichere Arbeiten empfiehlt sich der Gebrauch eines eigentlichen Polarisationsmikroskops (Abb. 4), bei dem der Analysator zwischen Objektiv und Okular im Tubus einschaltbar ist, daher der Wechsel zwischen gewöhnlichem und polarisiertem Licht rasch erfolgen kann (vgl. auch Abb. 7 a S. 33). Ein solcher Tubusanalysator schränkt (im Vorteil gegenüber dem Aufsatzanalysator insbesondere bei stärkeren Okularen) das Sehfeld nicht ein.

Dagegen bewirkt der Tubusanalysator vor allem in Verbindung mit stärkeren Okularen astigmatische Erscheinungen, die namentlich in der Photographie sehr störend zur Geltung kommen. Eine ausführliche Analyse dieser Bildfehler ist zuerst von S. Becher[4]) gegeben worden. Ihre Beziehung zu den Mikroskopkonstanten (Vergröſzerung, Tubuslänge, Apertur) sind unter besonderer Berücksichtigung der orthoskopischen und konoskopischen Beobachtungsmethoden im Polarisationsmikroskop von M. Berek[5]) entwickelt worden. Bei den Polarisationsmikroskopen der optischen Werke E. Leitz in

1) Sehr genau kann man die Kreuzung der Nicols nach Ausschaltung von Kondensor, Objektiv und Okular und unter Anwendung einer hellen, scharf begrenzten Lichtquelle (Faden einer Glühlampe) herstellen. 2) Wie sich beim Wiederaufsetzen des Hutnicols die Justierung leicht wiederherstellen läßt, wolle man aus der Erklärung zu Abb. 3, S. 19 entnehmen. 3) Auch zwischen parallelen Nicols treten charakteristische Erscheinungen an doppelbrechenden Objekten auf, von denen nur soviel gesagt sei, daß die hier viel schwächer erscheinenden Interferenzfarben (s. S. 26 f) komplementär zu denen zwischen gekreuzten Nicols sind. 4) Über den Astigmatismus des Nicols und seine Beseitigung im Polarisationsmikroskop, Annal. d. Physik Bd. 47 (1915), S. 285. 5) Die astigmatischen Bildfehler der Polarisationsprismen, Zentralbl. f. Mineralogie usw. Jhg. 1919, S. 218—224, 247—255 und Über die Beseitigung der anastigmatischen Bildfehler im Polarisationsmikroskop, ebendort S. 275—284.

Wetzlar sind die astigmatischen Bildfehler durch ein mit dem Analysator fest verbundenes Zusatzlinsensystem vermieden. Für petrographische Zwecke wird der Tubusanalysator meist in Form eines dreiteiligen Ahrensprismas ausgeführt. Für biologische Untersuchungen empfiehlt es sich dagegen, ein Glan-Thompson-Prisma zu verlangen, da an der Mittelnaht des Ahrensprismas Beugungserscheinungen auftreten, die bei fein strukturierten Objekten die Bildgüte beeinträchtigen.

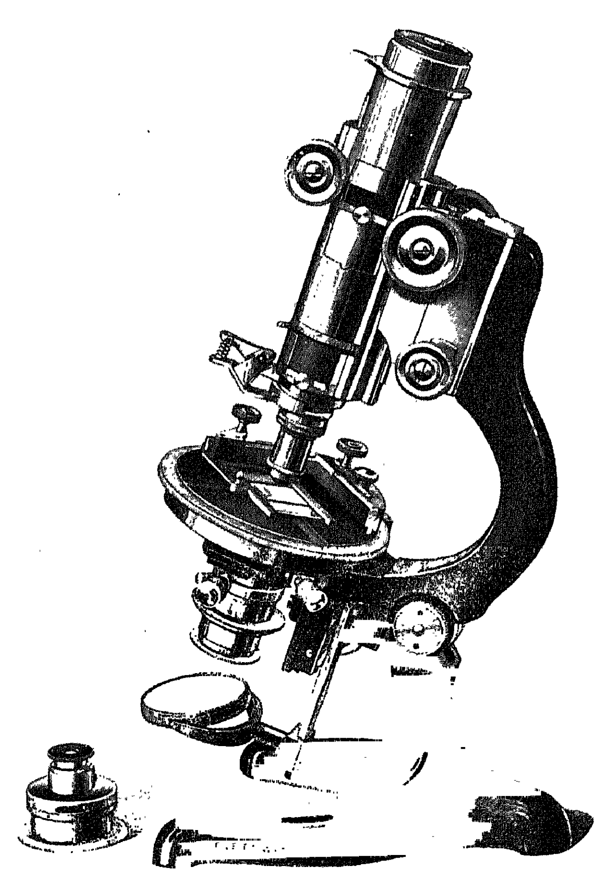


Abb. 4. Polarisationsmikroskop (von E. Leitz, Wetzlar). Der Tubusanalysator (nahe über dem Objektiv), das mittels zentrierbaren Objektivzangenwechslers am Tubus befestigt ist, kann auf einem Schieber ein- und ausgeschaltet werden (in dem dargestellten Instrument ist er zudem noch drehbar und die Drehung läßt sich an einer Skala am oberen Rand des Schiebers ablesen). Zwischen ihm und dem Objektiv der Kompensatorschlitz. Das Triebrad auf der Stirnseite des Tubus dient zum Einstellen der Bertrandlinse (vgl. S. 34), deren Schieber in der Höhe des Triebes für die grobe Einstellung sichtbar ist; unter dem mit Gradteilung und Objektführapparat versehenen Tisch Polarisator und Beleuchtungsapparat. Unten links (am Fuße des Mikroskops) ein Aufsatznicol.

An den Polarisationsmikroskopen sind die Schwingungsebenen der Nicols markiert und ihre Justierung sowie diejenige des Fadenkreuzes im Okular wird gewöhnlich bereits von den Werkstätten vorgenommen.

Hilfseinrichtungen zum Polarisationsmikroskop werden wir noch im folgenden Abschnitt kennen lernen.

ABSCHNITT II

DIE ERSCHEINUNGEN AN DOPPELBRECHENDEN OBJEKTEN INSBESONDERE BEI KRISTALLEN ZWISCHEN GEKREUZTEN NICOLS

Vergegenwärtigen wir uns nun die wichtigsten Erscheinungen, die doppelbrechende Kristalle — das sind alle außer den regulären — zwischen gekreuzten Nicols darbieten; sie geben zugleich die Grundlage für die Beschreibung der Doppelbrechung in allen anderen Fällen.

Licht, das einen solchen Kristall durchläuft, wird in zwei linear polarisierte Komponenten (Hälften) zerlegt,[1]) deren Schwingungsebenen zueinander senkrecht stehen und die sich mit verschiedener Geschwindigkeit (Wellenlänge) fortpflanzen.[2]) Die Schwingungsrichtung der schneller sich fortpflanzenden Komponente wird kürzer als die Richtung größerer „optischer Elastizität", die der langsamer fortschreitenden Komponente als Richtung kleinerer „optischer Elastizität" bezeichnet. Da Brechbarkeit und Fortpflanzungsgeschwindigkeit umgekehrt proportional sind, so ist der schneller sich fortpflanzenden Komponente der kleinere Brechungsindex zugeordnet. Die Differenz der beiden Brechungsindices mißt die Stärke der Doppelbrechung. Allen anisotropen Kristallen kommen aber eine oder gar zwei Richtungen — sog. optische Achsen — zu, in denen die Geschwindigkeit der Komponenten gleich ist, also keine Doppelbrechung erfolgt; nach diesem Merkmal unterscheidet man ein- und zweiachsige Kristalle.[3])

1) In den aus Kristallen (Kalkspat) bestehenden Polarisationsprismen wird die eine Lichthälfte durch Reflexion an einer Kittfläche (vgl. Abb. 3, S. 19) beseitigt, sodaß nur eine linear polarisierte Komponente austritt. 2) Die Beziehungen zwischen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit v, der Schwingungszahl ν und der Wellenlänge λ des einfarbigen Lichtes sind gegeben durch $v = \nu . \lambda$. In den beiden polarisierten Komponenten ist das die Lichtfarbe bestimmende ν gleich, verschieden aber λ. 3) Die Zusammenhänge zwischen isotropen, einachsig- und zweiachsig doppelbrechenden Kristallen lassen sich am besten an Hand der Fresnelschen Elastizitätsfläche überschauen: trägt man von einem beliebigen Punkt (Zentralpunkt) im Innern des Kristalls nach allen Richtungen hin in gleichem Maßstab die optische Elastizität ab, so bestimmen die Enden der Maßlinien eine räumliche Figur, die Elastizitätsfläche. Sie ist bei einem isotropen Kristall eine Kugel, bei einem einachsig doppelbrechenden ein Rotationsellipsoid, bei einem zweiachsig

Die Lage der Schwingungsebenen und der optischen Achsen, kurz die optischen Verhältnisse eines Kristalls, hängen mit seiner Gestalt und seinen sonstigen Eigenschaften gesetzmäßig zusammen. Ihre Bestimmung charakterisiert den Kristall in hohem Maße. So ist es z.B. möglich, auch einem Kristall, der seiner charakteristischen Form beraubt, etwa zu einer Kugel geschliffen ist, in dem Modell seiner Gestalt die ihm zukommende Orientierung — mehr oder minder genau — zu erteilen, wenn seine optischen Verhältnisse bekannt sind.

Die *Feststellung* der Schwingungsebenen bezw. der *Schwingungsrichtungen*, d. h. des *Durchschnitts der jeweils wirksamen Schwingungsebenen mit der Objektebene*, und der *Lage der optischen Achse* geschieht nach folgenden Regeln, die wir zunächst für die einachsigen Kristalle besprechen wollen.

I. EINACHSIGE KRISTALLE

Für einachsige Kristalle (hexagonale und tetragonale) gilt: zwischen gekreuzten Nicols bleibt der *Kristall bei einer vollen Drehung des Objekttisches*[1]) *stets dunkel, wenn die optische Achse der Mikroskopachse parallel geht.* Ist dagegen die *optische Achse irgendwie gegen die Sehachse geneigt* — wir nehmen der Einfachheit halber

doppelbrechenden ein dreiachsiges Ellipsoid. Die Zerlegung des in den Kristall eintretenden Lichtes in die beiden polarisierten Komponenten läßt sich nun für beliebigen Lichtdurchgang angeben, indem man durch die Elastizitätsfläche einen *Schnitt legt, der auf dem einfallenden* (durch den Zentralpunkt gehenden) *Strahl senkrecht steht;* solche Schnitte sind im allgemeinen *Ellipsen* und die *Richtungen ihrer Achsen* geben die *Schwingungsrichtungen* der beiden polarisierten Komponenten, die *Länge* der Achse die der betr. Komponente zugehörige *Fortpflanzungsgeschwindigkeit* an. Ist die Elastizitätsfläche eine Kugel (isotrope Kristalle), so sind alle Schnitte Kreise; wie es in solchen keine bevorzugten Durchmesser gibt (gleich den Achsen der Ellipsen), so auch keine festgelegten Schwingungsrichtungen; Polarisation und Doppelbrechung fehlt. Ist die Elastizitätsfläche ein Rotationsellipsoid (einachsige Kristalle), so sind nur die Schnitte senkrecht zur Rotationsachse Kreise; in Richtung dieser Achse (optische Achse) fehlt also Doppelbrechung. Ist schließlich die Elastizitätsfläche ein dreiachsiges Ellipsoid (zweiachsige Kristalle), so gibt es in ihm *zwei* symmetrisch im Ellipsoid gelegene Richtungen (optische Achsen), senkrecht zu denen Schnitte durch das Ellipsoid Kreise ergeben, in denen also keine Doppelbrechung besteht. 1) Die jeweilige Lage, die ein Objekt beim Drehen des Tisches einnimmt, pflegt man, auf die Schwingungsrichtung des Polarisators bezogen, sein *Azimut* zu nennen. „Unter allen Azimuten" ist demnach gleichbedeutend mit Drehung des Objekttisches um 360°. Der häufig auszuführenden Drehungen halber empfiehlt es sich, das Präparat auf dem Objekttisch mittels der Tischklemmen festzulegen.

zunächst an, beide kreuzten sich rechtwinklig, es liege also die optische Achse parallel der Objektebene — so wird der Kristall bei derselben Versuchsanstellung abwechselnd viermal hell und viermal dunkel (Abb. 5). Erscheint er dunkel, befindet er sich in „Auslöschstellung" (oder kurz „Auslöschung"), dann fallen seine Schwingungsrichtungen mit denen der Nicols überein.

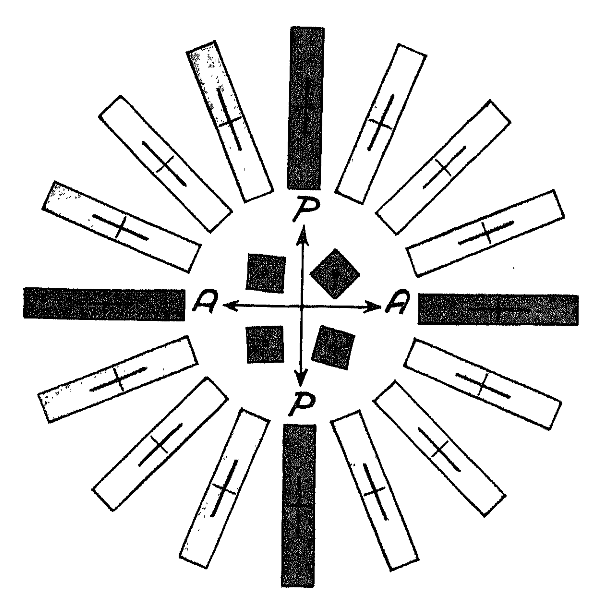


Abb. 5. Verhalten eines einachsigen Kristalls zwischen gekreuzten Nicols (das Gesichtsfeld ist also dunkel vorzustellen) in verschiedenen Stellungen zu den Schwingungsrichtungen der Nicols (des Polarisators PP, des Analysators AA). Der Kristall habe die Form eines vierkantigen Prismas, in dem die optische Achse — dick ausgezogen — mit der Prismenlängsachse zusammenfalle. Geht also die Längsrichtung des Prismas der Mikroskopachse parallel — wie in den vier Prismen im mittleren Teil der Figur, die dem Beschauer ihren Querschnitt zeigen — dann bleibt der Kristall stets dunkel, wie er auch im übrigen (mit seinen Längskanten) stehen mag. Ist aber die optische Achse irgend wie gegen die Mikroskopachse geneigt, liegt sie etwa, wie im übrigen Teil der Abbildung, in der Ebene des Sehfeldes, dann ist der Kristall dunkel oder hell, je nachdem seine Schwingungsrichtungen mit denen der Nicols parallel gehen, oder diagonal dazu stehen; in den Zwischenstellungen finden sich Übergänge. Da die optische Achse die eine Schwingungsrichtung (den Hauptschnitt) kennzeichnet, muß die andere senkrecht zu ihr laufen. Nimmt man an, daß die Striche, welche die beiderlei [illegible] andeuten, gemäß ihrer verschieden[illegible] verschiedene optische Elastizität versinnbildlichen, dann fällt die Schwingungsrichtung der Komponente mit größerer Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit der optischen Achse zusammen, d. h. der Kristall ist negativ.

Dieser letzteren Gesetzmäßigkeit bedient man sich, um die Schwingungsrichtungen im Kristall festzustellen; sind die Schwingungsrichtungen der Nicols durch ein Okularfadenkreuz markiert, so gehen seine Arme bei einem auslöschenden Kristall dessen Schwingungsrichtungen parallel. Praktisch führt man die Bestimmung der Schwingungsrichtungen so aus, daß man das Objekt durch Drehen des Tisches auf Auslöschung stellt (gegebenenfalls aus mehreren, an der Gradteilung des Tisches abgelesenen Stellungen das arithmetische Mittel nimmt) und dann — in gewöhnlichem Lichte aber bei unveränderter Stellung des Objektes — die Lage des Kristalls

genau festlegt, indem man angibt, ob eine Kante (und welche) oder eine andere ausgezeichnete Richtung im Kristall (etwa Spaltrisse) einem Faden des Okularkreuzes parallel geht, bezw. welchen Winkel sie damit bildet. [1])

Je mehr sich der Kristall beim Drehen des Tisches aus der Auslöschstellung entfernt, um so heller wird er und erreicht das Maximum der Helligkeit, wenn seine Schwingungsrichtungen mit denen der Nicols Winkel von 45° bilden, in der sog. Diagonalstellung.[2]) Bezeichnet man von den vier Quadranten, in welche das (den Schwingungsrichtungen der Nicols parallele) Okularfadenkreuz das Sehfeld zerlegt, den oberen rechten und unteren linken als positiv, die beiden anderen als negativ, so wird die Diagonalrichtung durch die positiven Quadranten als + 45°, diejenige durch die negativen als — 45° angesprochen. (Abb. 6.) So lassen sich also die beiden Diagonalstellungen als „Stellung unter + 45°" und „Stellung unter — 45°" kurz kennzeichnen. [3])

Die Aufhellung (in Diagonalstellung) kann farbig oder weiß sein. Gewisse Farben des beleuchtenden weißen (= polychromatischen) Lichtes werden nämlich durch gegenseitige Störung (Inter-

1) Die Schwingungsrichtung kann parallel, symmetrisch oder unter einem Winkel zu einer Kristallkante liegen; demnach unterscheidet man „gerade", „symmetrische" oder „schiefe" Auslöschung. Zur Ermittelung der Auslöschungsschiefe (des Winkels, den die Auslöschrichtung mit einer Kante des Kristalls bildet), wie überhaupt zu Winkelmessungen, ist der Tisch an Polarisationsmikroskopen mit Gradteilung versehen. 2) Diese Erscheinungen erklären sich im wesentlichen folgendermaßen. Geht eine Schwingungsrichtung im Objekt der des Polarisators parallel, so kann das vom letzten gelieferte linear polarisierte Licht, in der gleichen Ebene weiter schwingend, das Objekt durchlaufen, findet aber am Analysator mit rechtwinklig gekreuzter Schwingungsrichtung keinen Durchlaß; es herrscht also Dunkelheit. Bilden dagegen die Schwingungsrichtungen des Objektes einen Winkel mit der des Polarisators, so wird das ins Objekt eintretende linear polarisierte Licht gemäß den Schwingungsrichtungen im Objekt in zwei linear polarisierte Komponenten zerlegt, die verschiedene Geschwindigkeit besitzen. Am Analysator findet erneut eine Zerlegung jeder der beiden Komponenten in zwei Anteile statt, die den Analysatorschwingungsrichtungen entsprechen. Da der Analysator aber nur in einer Schwingungsrichtung Licht passieren läßt, so werden nur die hierauf entfallenden Anteile durchgelassen. Diese, die gemäß dem oben Gesagten verschiedene Geschwindigkeit besitzen, nunmehr aber durch den Analysator auf die gleiche Schwingungsrichtung gebracht sind, stören sich gegenseitig, interferieren, was bei Benutzung von weißem Licht zur Vernichtung einzelner Farben und damit zum Auftreten der komplementären führt (vgl. S. 27). 3) Im Gegensatz zur Diagonalstellung bezeichnet man die Auslöschstellung oft kurz als Orthogonalstellung, insbesondere, wenn die Auslöschung parallel einer markanten Richtung des Objektes, etwa parallel der Länge eines nadeligen Kristalls, erfolgt.

ferenz) der beiden polarisierten Komponenten, die der Kristall erzeugt (vgl. Anmerkung 2 S. 26), ausgelöscht und dann tritt die Gesamtwirkung der übrig bleibenden als „I n t e r f e r e n z f a r b e" zutage. [1]) Welche I n t e r f e r e n z f a r b e erscheint, hängt von der D i c k e d e s O b j e k t e s und der S t ä r k e d e r D o p p e l b r e c h u n g (Unterschied der Brechungsindices der beiden polarisierten Komponenten) ab; die letzte variiert, wie wir noch sehen werden (s. S. 36), mit der R i c h t u n g, i n d e r d a s L i c h t d e n K r i s t a l l d u r c h s e t z t, die also auch für die Interferenzfarbe maßgebend ist. Mit steigender Dicke oder steigender Doppelbrechung folgen die Interferenzfarben in bestimmter („steigender") Reihenfolge, in O r d n u n g e n (I, II, III usw., man spricht in diesem Sinne von Farben niederer und höherer Ordnung) aufeinander, innerhalb deren sich bestimmte Farben aber in anderer Nuancierung wiederholen. Die hauptsächlichsten — durch zahlreiche Zwischenstufen verbundenen — Farben sind:

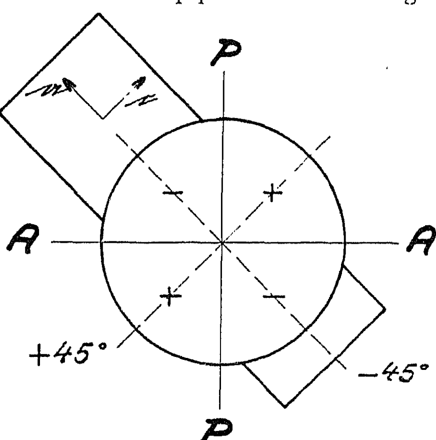


Abb. 6. Bezeichnung der Quadranten und Diagonalstellungen. Orientierung der Gipsplatte Rot I. O. PP Schwingungsrichtung des Polarisators, AA des Analysators; die positiven Quardranten sind mit +, die negativen mit — gekennzeichnet, entsprechend die zugehörigen Diagonalen als + 45° und − 45°. Die Gipsplatte wird nach allgemeiner Übereinkunft so orientiert, daß die Schwingungsrichtung der [illegible] (= Rich- [illegible] — — durch die positiven Quadranten geht.

I. Ordnung		II. Ordnung	
	Schwarz		Violett
	Graublau		Indigo
	Hellgrau		Blau
	Weiß		Grün
	Gelb		Gelb
	Braungelb bis Orange		Orange
	Rot		Rot

1) Zerlegt man dadurch, daß man dem Okular ein S p e k t r o s k o p aufsetzt, die Interferenzfarbe in ihre Bestandteile, so tritt ein Spektrum mit d u n k l e n (T a l b o t schen) S t r e i f e n auf, die den vernichteten Farben des weißen Lichtes entsprechen; die Zahl der Streifen nimmt mit der „Höhe" der Interferenzfarbe zu, sodaß „Weiß höherer Ordnung" (s. S. 28) ein von vielen dunklen Streifen durchsetztes Spektrum darbietet. (Geeignetes Objekt Gipsplatte von etwa 1 mm Dicke). — In monochromatischem Licht kann das Objekt zwischen gekreuzten Nicols einzig Dunkelheit oder die betr. Farbe aufweisen; Entstehung anderer (Interferenz-) Farben ist hier nicht mehr möglich.

III. Ordnung	Violett Blau Grün Gelb Rosaorange Rot	IV. Ordnung	Hellviolett Bläulichgrün Grün Hellgrünlichgelb Hellgelblichrot Hellrot
V. Ordnung	Hellblau Hellgrün Weißlich Hellrot	VI. Ordnung	Hellblau Hellgrün Weißlich Hellrot

Jede Ordnung schließt mit Rot. In der zweiten und dritten Ordnung erreichen die Farben größte Leuchtkraft, in den höheren Ordnungen lassen sie immer mehr an Lebhaftigkeit nach; dann sieht man nur noch ein helles Grüngelb mit einem blassen Rot abwechseln, und schließlich gehen die Farben in „*Weiß höherer Ordnung*" über, das man also als „weiße Aufhellung" (s. o.) dann beobachten wird, wenn das Objekt *beträchtliche Dicke* oder auch bei mäßiger Dicke sehr *hohe Doppelbrechung* besitzt. (Man beachte aber auch, daß es Weiß I. Ordnung gibt.)

Eine gewisse Kenntnis der Interferenzfarben ist zum Arbeiten mit dem Polarisationsmikroskop unbedingt erforderlich. Man erwirbt sie am leichtesten, wenn man als Objekt ein keilförmig zugeschliffenes Spaltstückchen von Gips (als „Marienglas" käuflich) zwischen gekreuzten Nicols beobachtet, das mit zunehmender Dicke die Farben in der Reihe der Ordnungen zeigt (Gipskeil). [1]) —

Hat man auf Grund der Auslöschung (s. o. S. 25) die *Schwingungsrichtungen* des Objektes festgestellt, so kann man unter ihnen weiterhin die *Schwingungsrichtung der schneller sich fortpflanzenden Lichtkomponente* — $\mathfrak{a}$ — und der *langsamer sich fortpflanzenden* — $\mathfrak{c}$ — *unterscheiden* und zwar mittels eines sog. *Kompensators*. [2]) Wir benutzen als solchen ein Spaltblättchen von Gips in der Dicke, daß es zwischen gekreuzten Nicols das *Rot* I. O. als Interferenzfarbe gibt (kurz als „Gipsplatte Rot I. O." bezeichnet); die Richtungen $\mathfrak{a}$ und $\mathfrak{c}$

1) Über eine andere Möglichkeit, sich die Interferenzfarben vorzuführen, s. S. 52, Anm. 1. 2) Man kann diese Feststellung auch als die „*Bestimmung des verhältnismäßigen Charakters der Doppelbrechung*" bezeichnen, vgl. S. 54.

sind auf ihm markiert. [1]) Wir schieben die Gipsplatte irgendwo zwischen Polarisator und Analysator ein, und zwar kann sie zweckmäßig entweder dem Polarisator (unter dem Kondensor) aufgelegt oder unter dem Analysator (über der Augenlinse des Okulars in einen Schlitz der Analysatorfassung, vgl. Abb. 3 b oben, S. 19) oder — wie gewöhnlich bei Polarisationsmikroskopen — im Tubus nahe dem Objektiv in einem Schlitz, Kompensatorschlitz, eingeschoben werden.

Wir orientieren die Gipsplatte stets so, daß die Schwingungsrichtung der langsamer sich fortpflanzenden Komponente (= Richtung kleinerer optischer Elastizität) — c — die positiven Quadranten diagonal durchschneidet (vgl. Abb. 6, S. 27). [2]) Alsdann erscheint das ganze Gesichtsfeld in Rot I. O., ebenso Objekte in Auslöschstellung, d. h. es gilt der Satz: alles, was ohne Gipsplatte zwischen gekreuzten Nicols dunkel ist, wird unter ihrer Einwirkung rot. [3]) Objekte, die nicht auf Auslöschung gestellt sind, zeigen (falls sie nicht zu dick bezw. ihre Doppelbrechung zu stark ist), und zwar am hellsten in Diagonalstellung, Farben, die aber unter + 45° und unter — 45° verschieden sind.

Liegen nämlich das zu prüfende Objekt und die Gipsplatte so übereinander, daß in beiden die Richtung größerer optischer Elastizität (und damit auch die kleinerer) übereinfällt, so wirkt das optisch wie eine Verdickung der Gipsplatte; kreuzen sich aber die entsprechenden Schwingungsrichtungen in der Gipsplatte und im Objekt, sodaß also die Richtung kleinerer optischer Elastizität in der einen mit der größerer in der anderen parallel geht, so kommt das optisch einer Verdünnung der Gipsplatte gleich. Im ersten Falle muß demnach eine höhere Interferenzfarbe erscheinen als im letzten. Also ergibt sich die Regel: in der-

1) Sind die Richtungen nicht markiert, oder ist zwischen ihnen nicht unterschieden, so kann man sie nach Biot in folgender Weise feststellen: man bestimmt wie gewöhnlich die Schwingungsrichtungen in der Gipsplatte; dann hält man sie ohne Objektiv und Okular zwischen die gekreuzten Nicols des Mikroskops und neigt sie in Diagonalstellung einmal um die eine und dann um die andere Schwingungsrichtung als Drehungsachse; die Richtung, bei der die Farbe beim Drehen steigt, ist c. 2) Bei den neueren Polarisationsmikroskopen ist durch die Wahl der Tubusschlitzrichtung und die Art, wie die Gipsplatte — am besten in Metall — gefaßt ist, diese konventionelle Orientierung ohne weiteres gesichert. 3) Es ist daher auch angebracht, die Gipsplatte einzuschieben, wenn man zwischen gekreuzten Nicols einfach- und doppelbrechende Bestandteile des Objektes zugleich sehen will, was für richtige Lokalisation der anisotropen Teile im Objekt als Ganzem oft erwünscht ist.

jenigen Diagonalstellung, in welcher das Objekt bei eingeschalteter Gipsplatte die höhere („steigende“) Interferenzfarbe darbietet (Additionsstellung), gilt die Markierung der Schwingungsrichtungen für die langsamer und die schneller sich fortpflanzende Lichtkomponente auf der Gipsplatte in demselben Sinne für das betreffende Objekt. Sinkende Farbe (in der Subtraktionsstellung) zeigt demnach an, daſz die gleichwertigen Richtungen in Objekt und Gipsplatte sich überkreuzen.

Vielfach zeigen die mikroskopischen Objekte — ohne Gipsplatte — Farben, die unter Rot I. O. liegen, beispielsweise etwa Graublau I. O.; dann muſz natürlich bei Anwendung einer Gipsplatte Rot I. O. in Additionsstellung eine höhere Interferenzfarbe als Rot I. O. erscheinen, und zwar im angenommenen Falle Blau II. O., in Subtraktionsstellung eine tiefere Farbe als Rot I. O., und zwar Gelb I. O.; man kann dann von „Erhöhung und Erniedrigung des roten Gipsgrundes durch das Objekt“ sprechen. Besitzt aber das Objekt an sich schon eine Interferenzfarbe, die erheblich höher ist als das von der angewandten Gipsplatte erzeugte Rot I. O., beispielsweise Rot III. O., so wird als Additionsfarbe Rot IV. O., als Subtraktionsfarbe Rot II. O. auftreten müssen, d. h. hier liegt auch die Subtraktionsfarbe höher als Rot I. O. Man kann also nie nach der in einer Diagonalstellung auftretenden Farbe im Vergleich zum Gipsgrund (wohl aber im Vergleich zur Farbe des Objektes ohne Gips) unterscheiden, was Additions- und was Subtraktionsstellung ist, sondern man soll stets die Interferenzfarben in den beiden Diagonalstellungen miteinander vergleichen.

Bei (einheitlichen) Objekten, die infolge wechselnder Dicke eine verwirrende Fülle zahlreicher Interferenzfarben nebeneinander darbieten, wie am keilförmig sich verdünnenden Rand von Schliffen und von Schnitten, kann die Unterscheidung von Additions- und Subtraktionsstellung oft in folgender Weise geschehen. Bietet eine Stelle im Objekt ohne Gipsplatte das Rot I. O. dar, so muſz sie bei eingeschalteter Gipsplatte in Subtraktionsstellung schwarz erscheinen, da sich die gleichen aber entgegengesetzten Wirkungen in Objekt und Gipsplatte gerade aufheben (Kompensation). Da nun Schwarz als Additionsfarbe nie erscheinen kann, so kennzeichnet sein Auftreten stets die Subtraktionslage.

Um dem Anfänger das Erkennen der Farben in Additions- und Subtraktionsstellung zu erleichtern, sei hier noch eine Tabelle (nach

Ambronn) gegeben, aus der für verschiedene Interferenzfarben des Objektes die Änderungen, welche unter Einwirkung einer Gipsplatte Rot I. O. eintreten, zu entnehmen sind.

Interferenzfarbe des Objektes ohne Gipsplatte		Interferenzfarbe des Objektes nach Einschalten der Gipsplatte Rot I. O. in Additionsstellung		in Subtraktionsstellung	
Grau	I O	Indigo	II O	Orange	I O
Graublau . . .		Blau		Gelb	
Weiß		Grün		Weiß	
Gelb		Gelb		Graublau . . .	
Orange		Orange		Grau	
Rot		Rot		Schwarz	
Indigo	II O	Violett	III O	Grau	
Blau		Blau		Graublau . .	
Grün		Grün		Weiß	
Gelb		Gelb		Gelb	
Orange		Rosa		Orange	
Rot		Rot		Rot	
Violett	III O	Hellrotviolett	IV O	Indigo	II O
Blau		Bläulichgrün		Blau	
Grün		Grün		Grün	
Gelb		Hellgrünlich		Gelb	
Rosa		Hellrosa		Orange	
Rot		Hellrot		Rot	
Hellviolett . .	IV O	Hellrot		Violett	III O
Bläulichgrün		Hellviolettrot	V O	Blau	
Grün		Hellblau		Grün	

Es empfiehlt sich sehr, außer mit einem Gipsplättchen Rot I. O. auch mit anderen und zwar nach Ambronns Vorschlag von möglichst verschiedener Farbe zu arbeiten, etwa noch mit Gelb I, Blau II, Violett III. O. (und für dickere Objekte vielleicht noch Rot II.—IV. O.).

Man bedient sich auch der Gipsplatte Rot I. O., um sehr schwache Doppelbrechung nachzuweisen; die Farbenänderung, die das Objekt in Additions- und Subtraktionsstellung zeigt, ist häufig viel leichter wahrzunehmen als eine geringfügige Aufhellung des Objektes im dunklen Sehfeld („Untersuchung in farbig oder chromatisch polarisiertem Licht“). —

Bei einachsigen Kristallen besteht eine einfache Beziehung zwischen der optischen Achse und den Schwingungsrichtungen: die eine polarisierte Komponente schwingt nämlich in einem „Hauptschnitt“, d. i. einer durch die optische Achse gelegten Ebene;

die andere also senkrecht zum Hauptschnitt (vgl. Abb. 5, S. 25). Es gibt natürlich unzählige Hauptschnitte, da man durch eine Richtung — die optische Achse — unendlich viele Ebenen legen kann; es kommt jeweils der Hauptschnitt als Schwingungsebene in Frage, der den einfallenden Strahl enthält, d. h. jene Ebene, die durch die optische Achse geht und zugleich auf der Objektebene senkrecht steht; ihr Schnitt mit der Objektebene gibt die eine Schwingungsrichtung an. Verläuft die optische Achse der Mikroskopachse parallel, so stehen sämtliche Hauptschnitte auf der Objektebene senkrecht, d. h. es gibt keine festgelegte Schwingungsrichtung mehr; wir erhalten also gewöhnliches Licht: Doppelbrechung fehlt in Richtung der optischen Achse, wie bereits erwähnt.

Kennzeichnet die optische Achse (bezw. der Hauptschnitt) die Richtung größerer optischer Elastizität, dann heißt der Kristall negativ; ist sie dagegen die Richtung kleinerer optischer Elastizität, dann gilt der Kristall als positiv. Also „optische Achse = $\mathfrak{a}$" bezeichnet kurz einen negativen, und „optische Achse = $\mathfrak{c}$" einen positiven Kristall. Es schwingt also bei einem negativen Kristall die schneller sich fortpflanzende Komponente im Hauptschnitt, bei einem positiven die langsamer fortschreitende. Positives oder negatives Verhalten eines Kristalls wird als sein Charakter der Doppelbrechung (auch als optischer Charakter) angesprochen (vgl. auch S. 37).

Die Bestimmung des (wahren) optischen Charakters eines Kristalls setzt also voraus, daß man weiß, welche der beiden Schwingungsrichtungen der optischen Achse (bezw. dem Hauptschnitt) zugehört. Die als optische Achse bezeichnete Richtung im Kristall kann man, wie bereits gesagt (s. S. 24), daran erkennen, daß bei Parallelität von optischer und Mikroskopachse der Kristall zwischen gekreuzten Nicols unter allen Azimuten dunkel (bezw. gleichmäßig hell) bleibt.[1]) Es gibt nun noch ein anderes Verfahren zur Bestimmung der Lage der optischen Achse, bei dem (zwischen gekreuzten Nicols) nicht das Objekt selbst bezw. sein durchs Mikroskop vergrößertes Bild betrachtet, sondern sein Einfluß auf die Art

1) Sehr häufig erscheinen die Objekte bei Parallelität von Mikroskop- und optischer Achse nicht völlig dunkel, sondern in mäßiger, aber unter allen Azimuten gleichbleibender Helligkeit. Dieses Verhalten ist dadurch bedingt, daß das Licht nicht — wie es die Theorie verlangt — als streng parallele Strahlen den Kristall durchsetzt, sondern auch bei ausgeschaltetem Kondensor als Lichtkegel, dessen Spitze im Objektpunkt liegt, dessen Basis durch die Spiegelfläche bestimmt wird. Erst bei sehr starker Abblendung tritt völlige Dunkelheit ein. Die Aufhellung wächst also mit der zunehmenden Apertur von Objektiv und Kondensor und mit der Stärke der Doppelbrechung.

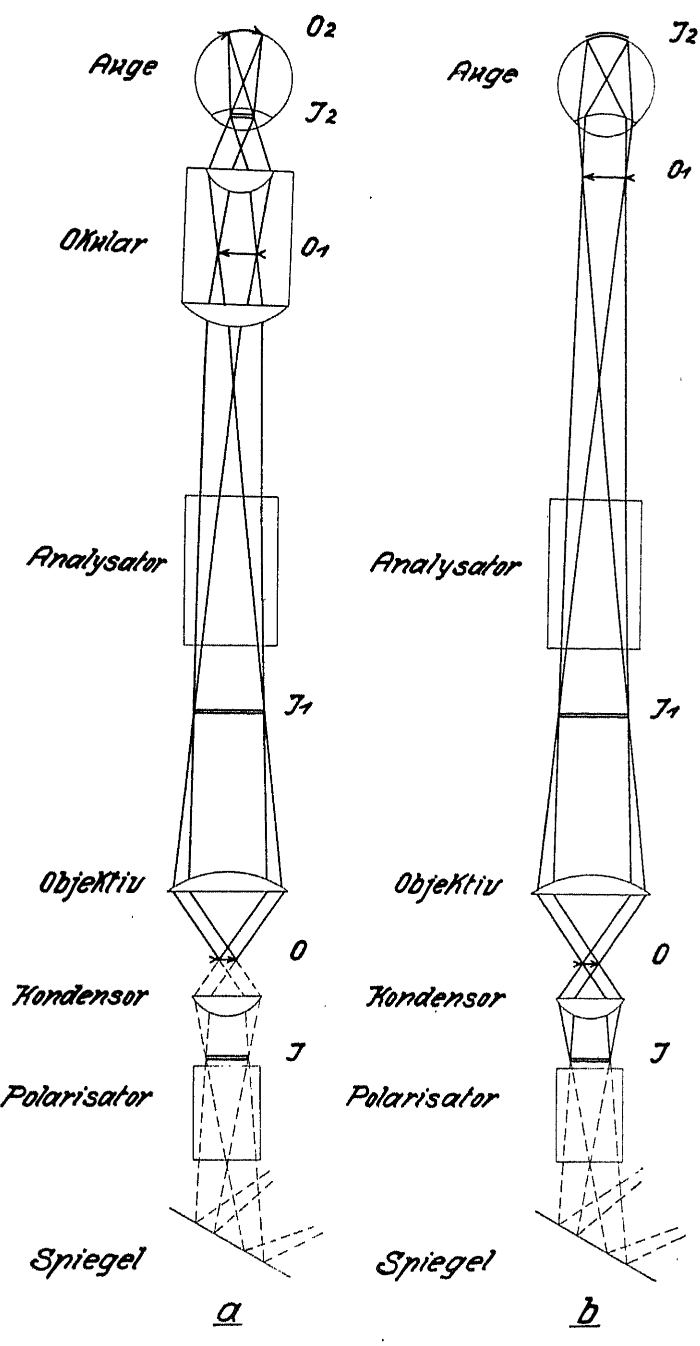


Abb. 7. Vergleich des gewöhnlichen (orthoskopischen) Strahlengangs i. Polarisationsmikroskop *a*, mit dem konoskopischen (zur Beobachtung des Achsenbildes) *b*.

a) Beim orthoskopischen Strahlengang wird das Objekt O durch das Objektiv und die untere Linse des Okulars in der Blendenebene des Okulars als umgekehrtes vergrößertes Bild O_1 abgebildet, und weiterhin nochmals durch die obere Linse des Okulars und die brechenden Medien des Auges als Bild O_2 auf der Netzhaut (O, O_1, O_2 sind also konjugiert). Zugleich entsteht aber von der zum Kondensor gehörigen Irisblende J, welche die Lichtquelle begrenzt, ein Bild J_1 in der oberen Brennebene des Objektivs — man beachte, daß die von einer Randstelle der Irisblende ausgehenden Strahlen sich hier wieder schneiden — ferner ein Bild J_2 nahe über dem Okular (als sogenannte Austrittspupille des Mikroskops, in welche das beobachtende Auge zu bringen ist). Diese Bilder sieht man aber bei der orthoskopischen Be- [illegible] entworfen werden.

b) Beim konoskopischen Strahlengang dagegen wird nach Herausnehmen des Okulars das Bild J_1 der Irisblende J unten im Tubus wahrgenommen, wenn das Auge dem oberen Tubusende genähert wird; jetzt entsteht durch die brechenden Medien des Auges von J_1 ein Bild J_2 auf der Netzhaut. Wird ein doppelbrechendes Objekt an der üblichen Stelle in diesen Strahlengang eingeschaltet, so bewirkt es eine charakteristische Verteilung des Lichtes in der hinteren Brennebene des Objektives, ein sogen. Achsenbild.

der Lichtverteilung in der hinteren Brennebene des Objektivs geprüft wird. Diese Beobachtungsmethode heißt im Gegensatz zu der gewöhnlichen (oder orthoskopischen oder Untersuchung im parallelen Licht) „konoskopische" oder Prüfung des Achsenbildes oder Untersuchung im konvergenten Licht, wobei der letzte Ausdruck dartuen soll, daß das Objekt mit weitgeöffnetem Lichtkegel (mit hoher Apertur), d. h. gleichzeitig in verschiedenen Richtungen, durchleuchtet wird, was durch Anwendung eines Kondensors (seine Blende ist ganz zu öffnen!) geschieht. Am einfachsten entfernt man zur konoskopischen Beobachtung nach gewöhnlicher Einstellung des Objektes das Okular und blickt dann — bei gekreuzten Nicols — in den Tubus hinein nach der Hinterfläche des Objektivs (vgl. Abb. 7).

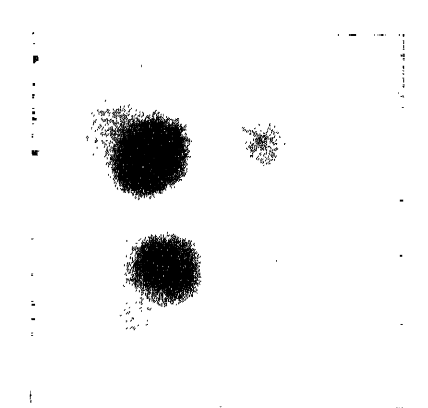
Bei eigentlichen Polarisationsmikroskopen pflegt man das in der hinteren Brennebene des Objektivs sichtbare Achsenbild durch ein Hilfsmikroskop vergrößert zu betrachten, das aus dem an seinem Platz belassenen gewöhnlichen Okular und einer unter ihm im Tubus einschaltbaren, als sein Objektiv wirkenden sog. Bertrand-Linse besteht.[1]) Diese Einrichtung erlaubt raschen Übergang von orthoskopischer zu konoskopischer Beobachtung; doch wird man auch bei dieser Möglichkeit von der einfacheren erstgenannten Beobachtungsweise Gebrauch machen, wenn die Erscheinung sehr lichtschwach ist und daher keine Vergrößerung verträgt.

Bei der Achsenbildbeobachtung ohne Okular ist im konoskopischen Interferenzbild rechts und links, oben und unten gegenüber dem Objektbild vertauscht; beim Gebrauch der Bertrandlinse dagegen entsprechen die beiden Bilder einander.

Das Achsenbild läßt sich umso vollständiger überblicken, je höher die wirksame Apertur des Mikroskopobjektivs ist. Somit kommen zweckmäßig starke Trockensysteme und Immersionen zur konoskopischen Untersuchung in Anwendung. Dabei darf die Apertur des Kondensors nicht hinter jener des Objektivs zurückbleiben, d. h. die hintere Öffnung des betreffenden Objektivs muß bis zu ihrem Rande mit Licht erfüllt sein. Auch ein zu geringer Querschnitt des Polarisators kann, wenn er z. B. zusammen mit dem Abbeschen Kondensor gebraucht wird, die an sich nutzbare Apertur von Objektiv und Kondensor einschränken.[2])

1) Bei biologischen Mikroskopen kann man durch Anbringen eines schwachen Objektivs am unteren Ende des Tubusauszugs ähnliches erreichen. Betreffs der Bertrandlinse vgl. Abb. 4 S. 22. 2) Hat man im gleichen (orthoskopischen) Gesichtsfeld mehrere Objekte oder in einem zusammenhängenden Objekt Teile optisch verschiedener Wirksamkeit, so kann das konoskopische Bild eines derselben

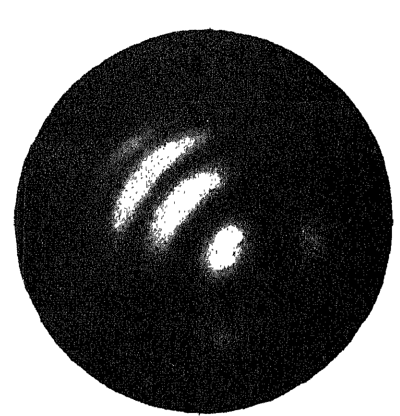
Das in der einen oder anderen Weise beobachtete Achsenbild eines einachsigen Kristalls, dessen optische Achse der Sehachse des Mikroskops parallel geht, ist ein dunkles den Schwingungsrichtungen der Nicols entsprechendes Kreuz, mit konzentrischen (von den Kreuzbalken durchbrochenen) Ringen, deren Farbe in der Reihenfolge der Interferenzfarben von innen nach außen steigt (Abb. 8). Der Mittelpunkt des Kreuzes liegt zentrisch im Sehfeld des Konoskops. Bei Drehung des Objekttisches um 360° bleibt die Erscheinung unverändert. Der Abstand der konzentrischen sog. isochromatischen Ringe ist umgekehrt proportional zur Stärke der Doppelbrechung und zur Dicke der Platte. Schwach anisotrope und dünne Platten zeigen daher die Ringe in großen, unter Umständen so großen Abständen, daß nicht einmal mehr ein erster Ring ins Gesichtsfeld eintritt und vom Achsenbild nur das dunkle Kreuz übrigbleibt.[1] Bei gleich dicken Platten (senkrecht zur optischen Achse) kennzeichnet — ceteris paribus — geringere Zahl von Interferenzringen auch die geringere Doppelbrechung.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 8. Achsenbild eines einachsigen Kristalls (Kalkspat) und zwar eines Ankers aus der Haut einer Holothurie (Synapta), dessen optische Achse ziemlich genau parallel der Mikroskopachse geht.

durch die Anwesenheit der anderen stark gestört werden. Es ist dann nötig, das orthoskopische Sehfeld so zu verkleinern, daß nur das zu prüfende Objekt bezw. Objektstück in ihm enthalten ist. Am weitgehendsten (beim Gebrauch starker Objektive bis auf einen Durchmesser von etwa 10 μ) und bequemsten geschieht das durch eine unter der Bertrandlinse angebrachte Irisblende. Hebt man nämlich nach Einstellung des Objektes und Einschalten der Bertrand-Linse den Tubus um einen kleinen Betrag, so fällt das Bild des Objektes mit dieser Irisblende zusammen, was man durch eine Lupe kontrollieren kann, mit der man den Augenkreis (die Austrittspupille) des Okulars betrachtet. Dann blendet man mittels der Irisblende das in ihre Mitte gebrachte konoskopisch zu prüfende Teilchen aus (Bereks Verfahren). 1) Da bei starken Objektiven auch ohne Objekt infolge der Drehung, welche die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes an den stark gekrümmten Linsenflächen von Kondensor und Objektiv erfährt, ein dunkles Kreuz mit aufgehellten Quadranten in der hinteren Brennebene des Objektivs wahrnehmbar ist, so tut man gut, bei sehr lichtschwachen Achsenbildern das Objekt zeitweilig aus dem Sehfeld des Objektivs zu entfernen, um zu beurteilen, wieweit die wahrnehmbare Erscheinung wirklich durch das Objekt verursacht ist.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 9. Exzentrisches Achsenbild eines einachsigen Kristalls (Kalkspat, Lamelle von der Schale der Muschel Placuna). Die optische Achse ist soweit gegen die Mikroskopachse geneigt, daß sie — bei einer Apertur des benutzten Objektivs von 0,82 — am Rande des konoskopischen Sehfeldes austritt.

Ist die optische Achse gegen die Mikroskopachse geneigt, so liegt der Mittelpunkt des Kreuzes und mit ihm derjenige der isochromatischen Ringe exzentrisch im Gesichtsfeld des Konoskops (Abb. 9). Mit zunehmender Neigung nähert sich der Kreuzmittelpunkt dem Rande des Sehfeldes und geht schließlich über ihn hinaus, sodaß nur ein Ausschnitt des Ringsystems sichtbar bleibt.

Auch am Achsenbild kann der Charakter der Doppelbrechung mit der Gipsplatte Rot I. O. bestimmt werden. An Stelle des dunklen Kreuzes tritt ein rotes und die gegenüberliegenden Quadranten des konoskopischen Sehfeldes erscheinen paarweise in sinkenden und steigenden Interferenzfarben. Bei der von uns gewählten Orientierung der Gipsplatte (s. S. 29) zeigen bei einem positiven Kristall die positiven Quadranten höhere Interferenzfarben als die negativen; bei einem negativen Kristall ist die Farbenverteilung umgekehrt.

Eines wesentlichen Unterschiedes der beiden polarisierten Komponenten einachsiger Kristalle wurde bisher noch nicht gedacht: die eine und zwar die, welche senkrecht zur optischen Achse schwingt, durchläuft als sog. ordentliche Welle bezw. ordentlicher Strahl den Kristall in allen Richtungen mit derselben Geschwindigkeit; die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der anderen dagegen, der außerordentlichen Welle (sie schwingt im Hauptschnitt), ist variabel, hängt von der Neigung des einfallenden Lichtes gegen die optische Achse ab. Daß die beiden Komponenten sich in der Richtung der optischen Achse gleich schnell bewegen, hier also Doppelbrechung fehlt, ist uns schon bekannt. Dagegen erreicht die Differenz in der Geschwindigkeit der beiden Komponenten das Maximum, wenn das Licht den Kristall senkrecht zur optischen Achse durchsetzt: für diese Richtung ist also auch die Doppelbrechung am stärksten. Von gleich dicken Schnitten eines Kristalls zeigen

also die parallel der optischen Achse geführten die höchste Interferenzfarbe, die senkrecht dazu geführten die niedrigste, d. h. Dunkelheit. Die beiden extremen Werte der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der außerordentlichen Welle parallel und senkrecht zur optischen Achse heißen Hauptlichtgeschwindigkeiten; sie sind für die dazwischen liegenden Richtungen durch Übergänge verbunden.

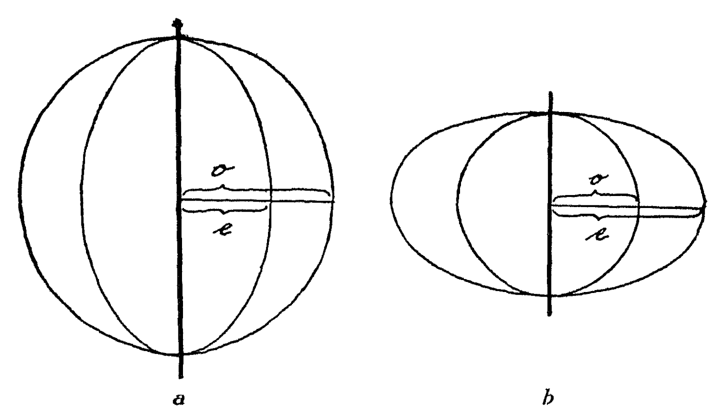


Abb. 10. Ordentliche und außerordentliche Lichtkomponente bei einem positiven (*a*) und einem negativen (*b*), einachsigen Kristall (optische Achse stark ausgezogen). Die Wellenfläche der ersten ist eine Kugel, im Durchschnitt ein Kreis, d. h. sie pflanzt sich von einem Punkt im Innern des Kristalls nach allen Richtungen hin mit gleicher Geschwindigkeit fort; die Wellenfläche der zweiten ist ein Ellipsoid, im Durchschnitt eine Ellipse, deren Radien die Geschwindigkeit in den betreffenden Richtungen angeben. In Richtung der optischen Achse pflanzen beide Komponenten sich mit gleicher Geschwindigkeit fort, was durch ein Berühren von Kreis und Ellipse an den Schnittpunkten mit der optischen Achse zum Ausdruck kommt. Ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der außerordentlichen Welle am größten in Richtung der optischen Achse und bleibt sie also in Richtung senkrecht zur optischen Achse hinter der ordentlichen zurück (o > e, vgl. *a*), so ist der Kristall positiv, im entgegengesetzten Falle (e > o, vgl. *b*) negativ.

Die Variabilität der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der im Hauptschnitt schwingenden außerordentlichen Komponente kann nun entweder derart sein, daß ihre Geschwindigkeit abnimmt oder aber zunimmt in dem Maße, wie die Neigung des einfallenden Strahles zur optischen Achse wächst. Im ersten Falle besteht also für die außerordentliche Welle das Maximum der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in Richtung der optischen Achse; hier kommt sie der ordentlichen gleich, während sie in allen anderen Richtungen hinter ihr zurückbleibt (vgl. Abb. 10 a und ihre Erklärung); derartige Kristalle sind positiv. Im zweiten Falle dagegen erreicht der außerordentliche Strahl das Maximum der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in der Richtung senkrecht zur optischen Achse; d. h. also sein Minimum (in der Richtung der

optischen Achse) besitzt schon die Geschwindigkeit der ordentlichen Welle; solche Kristalle heißen negativ (vgl. Abb. 10 b und ihre Erklärung). Die hier gegebenen Definitionen für positive und negative Kristalle stimmen mit den früheren (s. S. 32) überein, wenn man berücksichtigt, daß die variable Komponente im Hauptschnitt schwingt und daß dort von Schwingungsrichtung, hier aber von Fortpflanzungsrichtung des Lichtes die Rede ist, welche beiden Richtungen stets senkrecht zueinander sind. —

Fortpflanzungsgeschwindigkeit und Lichtbrechung sind einander umgekehrt proportional. Daher folgt nach der eben gegebenen Definition, daß bei einem positiven Kristall die Lichtbrechung in Richtung der optischen Achse am kleinsten ist, bei einem negativen Kristall aber am größten.

Wie ein Kristall zwischen gekreuzten Nicols unter allen Azimuten dunkel bleibt, wenn optische und Mikroskopachse parallel gehen, so behält er in derselben Lage bei Drehung um 360° über dem Polarisator allein beobachtet, gleiche Lichtbrechung. Ist dagegen die optische Achse zur Mikroskopachse geneigt, so macht sich beim Drehen des Objekttisches ein Wechsel der Lichtbrechung bemerkbar.[1] Er steigert sich mit der Neigung der optischen Achse (wird am auffallendsten, wenn sie der Objektebene parallel geht), und hängt natürlich auch von der Stärke der Doppelbrechung des betr. Objekts (dem Unterschied der Brechungsindices der beiden polarisierten Komponenten) ab. Die Lagen, in denen die extremen Werte der Lichtbrechung herrschen, sind gegeben, wenn die eine und dann die andere Schwingungsrichtung im Objekt der Schwingungsrichtung des Polarisators parallel steht. Geht nämlich der Hauptschnitt des Objekts der Schwingungsrichtung des Polarisators parallel, so durchläuft das gesamte vom Polarisator kommende Licht den Kristall in seinem Hauptschnitt schwingend, d. h. als außerordentliche Welle. Kreuzen sich dagegen der Hauptschnitt des Objekts und die Schwingungsrichtung des Polarisators rechtwinklig, so tritt das gesamte Licht als ordentliche Welle in Tätigkeit. In den Zwischenstellungen findet die Zerlegung

1) Stärker als ihre Umgebung das Licht brechende Gebilde erscheinen bekanntlich unter dem Mikroskop bei hoher Einstellung hell mit dunklem Rand; schwächer brechende ähnlich bei tiefer Einstellung; je weniger die Umrisse hervortreten, um so mehr ist der Unterschied der Brechung von Objekt und Medium ausgeglichen.

des Lichtes in die beiden Komponenten im Kristall statt und dann herrscht eine mittlere Lichtbrechung.

Kann man also bei einachsigen Kristallen erheblichen Wechsel der Lichtbrechung unter verschiedenen Azimuten bei Beobachtung über dem Polarisator allein wahrnehmen, so läßt sich daraus entnehmen, daß die optische Achse annähernd in der Sehfeldebene liegt, und zwar gibt bei der Parallelstellung, in der das Objekt die kleinste Lichtbrechung darbietet, die Schwingungsrichtung des Polarisators die Richtung größerer optischer Elastizität an und umgekehrt. Dieses Verfahren kann also ebenfalls dazu dienen, annähernd die Schwingungsrichtungen zu bestimmen und zu unterscheiden, woraus sich bei gegebener Lage der optischen Achse der Charakter der Doppelbrechung oder, wenn der letzte bekannt ist, die optische Achse (bezw. der Hauptschnitt) erschließen läßt. Ist z. B. der Charakter der Doppelbrechung negativ, wie etwa bei Kalkspat, so kennzeichnet die Schwingungsrichtung des Polarisators bei der Stellung des Objektes, in welcher seine Lichtbrechung am kleinsten ist, den Hauptschnitt (bezw. die optische Achse). —

Bei manchen Kristallen ändert sich das Absorptionsvermögen mit der Richtung, in der das Licht den Kristall durchläuft, sodaß sie also in verschiedenen Durchblicksrichtungen verschieden gefärbt erscheinen: Dichroismus (bezw. allgemeiner Pleochroismus vgl. S. 42). Die maximalen Unterschiede der Absorption bestehen für einachsige Kristalle in den Richtungen parallel und senkrecht zur optischen Achse. Man prüft auf Pleochroismus ohne Analysator, indem man nacheinander den Hauptschnitt des Kristalls parallel und dann senkrecht zur Schwingungsrichtung im Polarisator stellt und den Unterschied der Färbung beobachtet; im ersten Falle nimmt man die Absorptionsverhältnisse der außerordentlichen Welle, im zweiten die der ordentlichen wahr (vgl. S. 20).

Zur hinreichenden optischen Beschreibung eines einachsigen Objektes genügt für uns gemäß dem in diesem Abschnitt Dargelegten die Angabe der Lage der optischen Achse und der wahre Charakter der Doppelbrechung; diese Daten lassen sich schon durch alleinige Beobachtung des Achsenbildes ermitteln. [1])

1) Eine dickere, senkrecht zur optischen Achse geschnittene planparallele Platte des einachsigen Quarzes bleibt in einfarbigem Licht zwischen gekreuzten Nicols auffallend hell, wird jedoch durch Drehung des Analysators um einen bestimmten Winkel dunkel; es hat also der Kristall die Schwingungsrichtung des Polarisators um diesen Betrag gedreht: Zirkularpolarisation eines „optisch aktiven" Kristalls. Die Größe des Drehungswinkels ist der Plattendicke proportional. Im mittleren Teil des konoskopischen Interferenz-

2. ZWEIACHSIGE KRISTALLE

Die optischen Verhältnisse zweiachsiger Kristalle (rhombischer, monokliner, trikliner) sind wesentlich verwickelter als die einachsiger; bei ihnen wechselt nämlich die Geschwindigkeit beider (auch hier senkrecht zueinander schwingender) polarisierter Komponenten mit der Richtung, in der das Licht den Kristall durchläuft; beide also verhalten sich wie die außerordentliche Welle der einachsigen Kristalle und man kann demnach bei zweiachsigen nur mehr von einer schnelleren und einer langsameren Welle (die erste mit kleinerem, die letzte mit größerem Brechungsindex) sprechen.

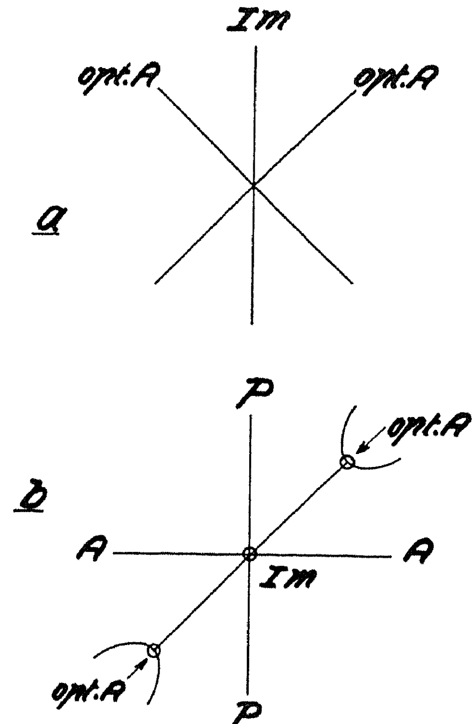


Abb. 11. Schema zur Erläuterung der Beziehungen zwischen optischen Achsen Opt. A und erster Mittellinie IM bei einem zweiachsigen Kristall.
a) Die Papierfläche entspricht der Achsenebene; die erste Mittellinie ist die Halbierende des spitzen Achsenwinkels. *b)* Schema des Achsenbildes in Diagonalstellung; die Papierfläche entspricht jetzt einer Ebene senkrecht zur ersten Mittellinie, wird also von den opt. Achsen schräg durchstoßen. AA, PP Schwingungsrichtungen der Nicols.

Zweiachsigen Kristallen kommen zwei Richtungen zu, in denen Doppelbrechung nicht stattfindet. Diese beiden optischen Achsen sind gegeneinander geneigt, überkreuzen sich, und schließen einen spitzen und einen stumpfen Achsenwinkel (bezw. je zwei als Scheitelwinkel gegenüber stehende, gleiche) ein. Die Ebene, in der die Achsenwinkel liegen, heißt Achsenebene, die Halbierende des spitzen Achsenwinkels I. (oder spitze) Mittellinie, die des stumpfen II. (oder stumpfe) Mittellinie, die Senkrechte auf der Achsenebene optische Normale. (Vgl. Abb. 11 a und 12.)

---

bildes einer solchen Platte fehlt das dunkle Kreuz. Kristalle mit Drehungsvermögen sind durch besondere Symmetrieverhältnisse (Enantiomorphie) ausgezeichnet. Man kennt auch Lösungen, welche die Schwingungsebene drehen: optisch aktive Lösungen. Die aus solchen Lösungen ausfallenden Kristalle sind im allgemeinen enantiomorph. Doch kann eine Kristallart optisch aktiv sein, dieselbe Substanz in Lösung aber nicht.

Während für die einachsigen Kristalle das Verhalten in der optischen Achse und senkrecht zu ihr die bezeichnenden Gegensätze darbietet, wird das Wesen der zweiachsigen Kristalle erst durch einen Vergleich ihrer Eigenschaften in drei zueinander senkrechten Richtungen (den Hauptschwingungsrichtungen), wie sie durch die beiden Mittellinien und die optische Normale gegeben sind, hinreichend gekennzeichnet. Und zwar erweist sich die optische Normale stets als die Richtung mittlerer optischer Elastizität

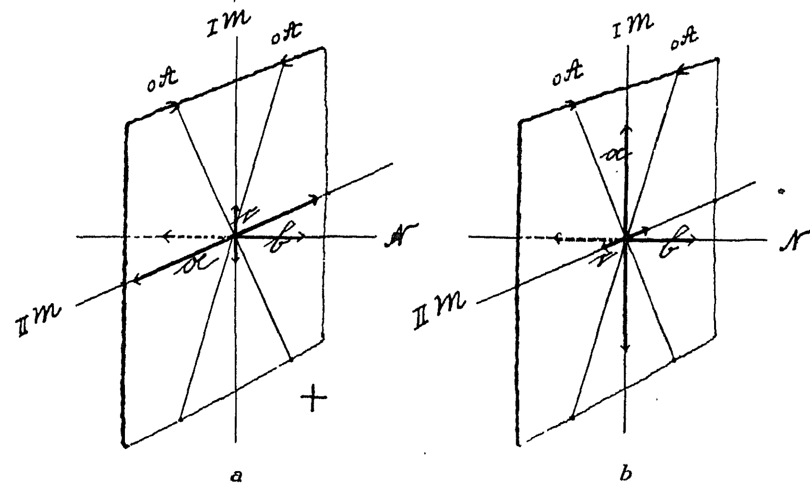


Abb. 12. Optische Symmetrieverhältnisse eines positiven (*a*) und eines negativen (*b*) zweiachsigen Kristalls. In der mit gebrochenen Linien angedeuteten Achsenebene die beiden optischen Achsen (oA), die I Mittellinie (IM, Halbierende des spitzen) und II Mittellinie (IIM Halbierende des stumpfen Achsenwinkels), senkrecht zur Achsenebene die optische Normale (N). Die Schwingungsrichtungen parallel den drei letztgenannten Richtungen sind durch stärker ausgezogene Doppelpfeile angedeutet, deren Länge die Unterschiede der optischen Elastizität versinnbilden soll. Positiver Kristall (*a*): I Mittellinie = c; negativer Kristall (*b*): I Mittellinie = a.

(b) im Kristall, während die beiden Mittellinien die Richtungen größter (a) und kleinster (c) optischer Elastizität sind.

Ist die I. Mittellinie die Richtung kleinster optischer Elastizität (und also die II. die Richtung größter), so heißt der Kristall positiv (Abb. 12 a); ist die I. Mittellinie die Richtung größter optischer Elastizität (und also die II. die Richtung kleinster), so gilt der Kristall als negativ (Abb. 12b). Wie bei einachsigen Kristallen der Charakter der Doppelbrechung auf die optische Achse bezogen wird, so bei zweiachsigen auf die I. Mittellinie: „I. Mittellinie = c" kennzeichnet also einen positiven, „I. Mittellinie = a" einen negativen Kristall. Und wie bei einem positiv einachsigen Kristall die größte Fortpflan-

zungsgeschwindigkeit und kleinste Lichtbrechung in der Richtung der optischen Achse besteht, so bei einem positiv zweiachsigen in der Richtung der I. Mittellinie und also bei einem negativ zweiachsigen in der Richtung der II. Mittellinie.[1])

Durchläuft das Licht den Kristall parallel einer der drei genannten aufeinander senkrechten Richtungen (nämlich der I. und II. Mittellinie und der optischen Normale), so schwingen seine beiden polarisierten Komponenten in den beiden anderen. Z. B. bei Lichteinfall in der Richtung der optischen Normale (= bei Untersuchung von Schnitten parallel zur Achsenebene), schwingt die eine Komponente in der I., die andere in der II. Mittellinie (vgl. Abb. 12). Da diesen beiden letzten die extremen Werte der optischen Elastizität $\mathfrak{a}$ und $\mathfrak{c}$ zugehören, besitzen Schnitte parallel der Achsenebene die höchste Doppelbrechung (also — bei gegebener Dicke — die höchste Interferenzfarbe). Für andere Fälle sind die Schwingungsrichtungen nicht so leicht zu überschauen (am besten an Hand der Fresnelschen Elastizitätsfläche, vgl. Anmerkung 3 S. 23).

Die praktische Bestimmung der Schwingungsrichtungen und ihre Unterscheidung aber bietet auch bei zweiachsigen Kristallen keinerlei Schwierigkeiten und erfolgt genau nach denselben Regeln wie bei einachsigen (s. S. 25). [2])

Die Angabe des wahren optischen Charakters eines zweiachsigen Kristalls setzt gemäß dem oben Gesagten voraus, daß man die Lage der I. Mittellinie kennt; sie ist durch konoskopische Beobachtung festzustellen. [3]) Vor allem charakteristisch ist das

1) Die Größe des Achsenwinkels wird durch den Unterschied der optischen Elastizität in Richtung der optischen Normale und der II. Mittellinie bestimmt. Ist die optische Elastizität in diesen beiden Richtungen gleich, so nimmt der Achsenwinkel den Wert 0 an, d. h., die beiden optischen Achsen fallen mit der I. Mittellinie zusammen und damit wird ein positiv zweiachsiger zu einem positiv einachsigen Kristall und ein negativ zweiachsiger zu einem negativ einachsigen. Je kleiner der Achsenwinkel ist, um so geringer wird die Doppelbrechung auf Durchschnitten senkrecht zur I. Mittellinie, um schließlich, wenn der Achsenwinkel = 0 geworden ist, gänzlich zu verschwinden. 2) Wie einachsige, so können auch zweiachsige Kristalle Pleochroismus (vgl. S. 39) zeigen. Während bei jenen in Richtung längs der optischen Achse und senkrecht dazu die maximalen Verschiedenheiten der Absorption vorkommen, herrscht bei zweiachsigen pleochroitischen Kristallen ein entsprechendes Verhalten nach den drei Hauptrichtungen der optischen Symmetrie (Trichroismus). Die Prüfung auf Pleochroismus erfolgt in derselben Weise wie bei zweiachsigen über dem Polarisator allein (vgl. S. 39). 3) Orthoskopisch untersucht, bleiben — der Theorie nach — zweiachsige Kristalle bei Parallelität der einen oder anderen optischen Achse zur Mikroskopachse — im Gegensatz zu einachsigen — unter allen Azimuten dauernd hell, eine Folge der sog. inneren konischen Refraktion.

Konoskopbild zweiachsiger Kristalle bei Parallelität von I. Mittellinie und Mikroskopachse:[1]) Befindet sich das Objekt (orthoskopisch) in Auslöschstellung, so erscheint konoskopisch ein dunkles den Schwingungsrichtungen der Nicols entsprechendes Kreuz mit verschieden starken Balken, das sich beim Drehen des Objekttisches in der Mitte öffnet und in zwei Hyperbeläste auseinanderweicht, die in der Diagonalstellung des Objektes ihren größten Abstand erreichen (Abb. 13). Ist das Kreuz

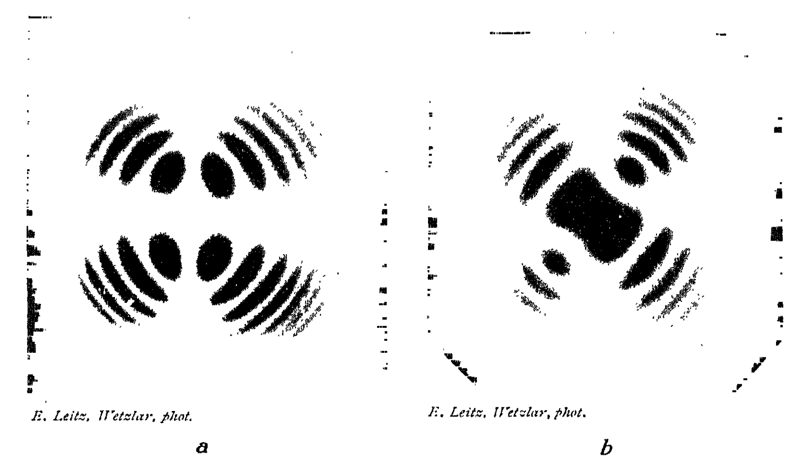


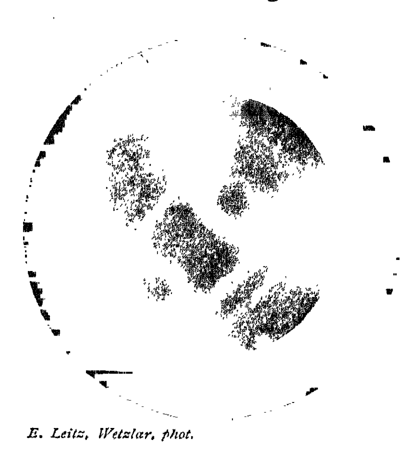
Abb. 13. Achsenbild eines zweiachsigen Kristalls, I. Mittellinie fast parallel zur Mikroskopachse (Aragonit, Perlmutterflachschliff von der Seeperlmuschel); *a)* Normalstellung: Achsenebene verläuft von oben nach unten; *b)* Diagonalstellung: Achsenebene unter $+45^{0}$ zu den Schwingungsrichtungen der Nicols. Aufnahme mit einem Objektiv von der numerischen Apertur 1.45 (Achsenbildimmersion von E. Leitz).

geschlossen — Normalstellung (Abb. 13a) — so fällt die Achsenebene mit dem dünneren Kreuzarm überein; ist das Kreuz maximal geöffnet, — Diagonalstellung (Abb. 13b) — so wird die Achsenebene durch die Verbindungslinie der beiden Hyperbelscheitel gekennzeichnet. Die Scheitel selbst sind die Spuren (Durchstichspunkte) der austretenden Achsen und ihr Winkelabstand mißt den Achsenwinkel. Zum Kreuz treten auch hier isochromatische Kurven (von lemniskatenähnlicher Form), die sich beim Drehen des Präparates mitbewegen, aber im übrigen unverändert bleiben (vgl. Abb. 13). Geringe Neigung

1) Steht eine der beiden optischen Achsen der Mikroskopachse parallel, so tritt konoskopisch nur ein dunkler Balken auf, der sich beim Drehen des Objekttisches in entgegengesetzter Richtung bewegt.

der I. Mittellinie gegen die Mikroskopachse kündigt sich durch exzentrische Stellung des zweiachsigen Bildes im konoskopischen Sehfeld an (Abb. 14).

Ist der mittlere Brechungsindex des Objektes von dem des umgebenden Mediums verschieden, so wird der Achsenwinkel durch Brechung der Strahlen beim Austritt in ein Medium von kleinerem Index — wie gewöhnlich (Luft) — vergrößert, im umgekehrten Falle (so oft in Zedernöl, bei Beobachtung mittels Immersionsystem) verkleinert; der beobachtete Achsenwinkel ist also nur der scheinbare Winkel der optischen Achsen; er stimmt mit dem wahren (im Kristall selbst) nur dann überein, wenn Objekt und Medium den gleichen Brechungsindex haben; der wahre Achsenwinkel läßt sich aber aus dem beobachteten berechnen, wenn die Brechungsindizes von Objekt und Medium bekannt sind.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 14. Achsenbild eines zweiachsigen Kristalls. Diagonalstellung, I Mittellinie merklich gegen die Mikroskopachse geneigt. (Perlmutterflachschliff von der Seeperlmuschel). Aufnahme mit einem Objektiv von kleinerer numerischer Apertur als in Abb. 13.

Da die Größe des Achsenwinkels für die betreffende Substanz charakteristisch ist (vgl. Anmerkung I S. 42), so hat seine Bestimmung gewissen Wert. Für die Zwecke des Biologen genügt es im allgemeinen, den scheinbaren Achsenwinkel annähernd festzustellen, was am einfachsten durch die Angabe der ihm entsprechenden numerischen Apertur geschieht, etwa so, daß man das Mikroskopobjektiv nennt, bei dessen Gebrauch die Spuren der optischen Achsen in Diagonalstellung gerade noch ins Sehfeld des Konoskops eintreten: je größer der (scheinbare) Achsenwinkel, um so höhere Apertur ist zu seiner Beobachtung erforderlich. [1])

1) Die numerischen Aperturen sind auf den Objektiven vermerkt, oder können aus den Prospekten der optischen Werkstätten, die sie lieferten, entnommen oder auch mittels Apertometer bestimmt werden. Von E. Leitz-Wetzlar wird die Blende des „aplanatischen und achromatischen" Kondensors im Abbe'schen Beleuchtungsapparat mit einer Aperturteilung versehen; man kann alsdann die Achsenwinkel festlegen, indem man mit einem System hoher Apertur beobachtet und durch Zuschnüren der Blende das Sehfeld des Konoskops so weit verkleinert, daß gerade noch die Spuren der optischen Achsen eintreten; dann läßt sich an der Stellung der Blende die dem Achsenwinkel entsprechende Apertur ablesen.

Die numerische Apertur ist durch den Ausdruck n. sin u gegeben, worin u den halben Öffnungswinkel des Objektivs, n den Brechungsindex des Mediums zwischen dem Deckglas des Präparats und der Frontlinse des Objektivs (bei einem Trockensystem also n - Luft = 1, bei einer Ölimmersion n - Zedernöl = 1,515) bedeutet. Ihre Beziehung zu dem Öffnungswinkel 2 u des Objektivs, der mit dem größten Achsenwinkel identisch ist, der noch von dem betreffenden Objektiv aufgenommen werden kann, ergibt folgende Tafel:

Wird ein Objektiv von der num. Apertur n. sin u benutzt,	so kann mit einem Trockenobjektiv d. h. in Luft (n = 1) ein maximaler (scheinbarer) Achsenwinkel 2 u beobachtet werden von rund:	so kann mit einem Immersionsobjektiv[1]) d. h. in Zedernöl (n = 1.515) ein maximaler (scheinbarer) Achsenwinkel 2 u beobachtet werden von rund:
0,10	11°	7°
0,20	23°	15°
0,30	35°	23°
0,40	47°	31°
0,50	60°	39°
0,55	66°	42°
0,60	73°	46°
0,65	80°	51°
0,70	89°	55°
0,75	97°	59°
0,80	106°	63°
0,85	116°	68°
0,90	128°	73°
0,95	144°	78°
1,00	(180°) [2])	82°
1,10		93°
1,15		99°
1,20		105°
1,25		111°
1,30		118°
1,35		126°
1,40		135°
1,45		146°
1,50		163°
1,515		(180°) [3])

[1]) Hierbei ist, soweit die Apertur über 1 hinausgeht, auch der Kondensor als Immersionskondensor zu gebrauchen, d. h. durch Zedernöl mit der Unterseite des Präparates zu verbinden.

[2]) Trockensysteme dieses Oeffnungswinkels sind praktisch nicht ausführbar.

[3]) Oelimmersionen dieses Oeffnungswinkels sind praktisch nicht ausführbar.

Man ersieht aus der Zusammenstellung ohne weiteres die Abhängigkeit der Größe des scheinbaren Achsen w i n k e l s von dem Medium, in dem er gemessen wird (in Zedernöl erheblich kleiner als

in Luft), zugleich aber, daſz die numerische Apertur ein vom Beobachtungsmedium unabhängiges Maſz des (scheinbaren) Achsenwinkels darstellt. Da man mittels Objektiven hoher Apertur auch den stumpfen Achsenwinkel — in Richtung der II. Mittellinie — beobachten kann, so empfiehlt es sich, auf entsprechenden Durchschnitten der Objekte beiderlei Achsenwinkel zu prüfen. Je kleiner der spitze Achsenwinkel, um so gröſzer muſz natürlich der stumpfe sein; eine Unterscheidung beider kann dann schwierig werden, wenn der spitze und damit auch der stumpfe Achsenwinkel einen Wert von ungefähr 90° besitzt. Zu beachten ist, daſz der optische Charakter des Objektes (bezw. des Achsenbildes, s. u.) in Richtung der II. Mittellinie natürlich umgekehrt erscheint, wie in Richtung der I.; kennt man also den optischen Charakter des Objektes, bezogen auf die I. Mittellinie, so kann man beim Beobachten eines Achsenbildes wissen, in Richtung welcher Mittellinie es gesehen wird.

Die Gröſze des Achsenwinkels wechselt mit der Farbe des Lichtes: „Dispersion der optischen Achsen". Die maximalen Unterschiede bestehen natürlich für die extremen Farben im Spektrum und zwar kann der spitze Achsenwinkel für rotes Licht sowohl kleiner als auch gröſzer sein als der für violettes, was man kurz durch die Formeln $r < v$ und $r > v$ zum Ausdruck bringt, die ohne besondere Angabe sich stets auf die Beobachtung in Richtung der I. Mittellinie beziehen. Gilt für die I. Mittellinie $r < v$, so für die II. $r > v$ und umgekehrt. Bei Anwendung von weiſzem Licht macht sich starke Dispersion der Achsen darin bemerkbar, daſz die Hyperbeln des Achsenbildes farbige Ränder besitzen: der Achsenwinkel ist für diejenige Farbe kleiner, welche in der Diagonalstellung die konkave (äuſzere) Seite der Hyperbel einsäumt. Betreffs der weiteren Komplikationen der Dispersion der optischen Achsen bei monoklinen und triklinen Kristallen muſz auf die Lehrbücher der Kristalloptik verwiesen werden.

Schlieſzlich sei noch darauf hingewiesen, daſz durch Kreuzung senkrecht zu einer Mittellinie geschnittener zweiachsiger Kristallplatten, der Achsenwinkel verkleinert, ja auf O gebracht werden kann; auch solche Fälle werden uns bei Bestandteilen des Tierkörpers begegnen. (Perlmutter, Horn.)

Hat man durch die Beobachtung des Achsenbildes die Richtung der I. Mittellinie ausfindig gemacht, so kann man den Charakter der Doppelbrechung — auf sie bezogen — orthoskopisch mit der Gipsplatte bestimmen, falls das Objekt eine dazu geeignete Lage der I. Mittellinie herbeizuführen gestattet oder auch in einem passenden Durchschnitt vorliegt.

Einfacher aber ist es, den optischen Charakter unmittelbar aus dem Achsenbild nach Einschieben einer Gipsplatte zu entnehmen: Geht nämlich die Achsenebene durch die negativen Quadranten (also parallel zu $\mathfrak{a}$ im Gips), so treten in der Mitte des Achsenbildes bei einem positiven Kristall steigende Farben auf (im Vergleich zur Diagonalstellung unter $+45^0$), bei einem negativen unter den gleichen Umständen sinkende.

Positives Achsenbild besagt gemäß dem früher Mitgeteilten: die Richtung kleinster optischer Elastizität geht der Mikroskopachse parallel, die größter der Achsenebene, und die mittlerer steht senkrecht auf der Achsenebene; negatives dagegen: die Richtung größter optischer Elastizität entspricht der Mikroskopachse, die kleinster der Achsenebene und die mittlerer ist wiederum senkrecht zur Achsenebene. Zugleich überschaut man die Größe des Achsenwinkels im Interferenzbild. Man erhält also konoskopisch mit einem Mal das Resultat, das orthoskopisch nur durch Vergleich des Verhaltens von drei zu einander senkrechten Schnitten festzustellen wäre.

Angabe der Lage der I. Mittellinie, der Stellung der Achsenebene und des wahren Charakters der Doppelbrechung kennzeichnet für uns das Verhalten eines optisch zweiachsigen Objektes in genügender Weise.

3. AGGREGATPOLARISATION

Wir haben bisher nur die Verhältnisse betrachtet, die ein einzelner Kristall darbietet; gesetzmäßige Anordnungen von mehreren bis zahlreichen Kristallindividuen zeigen sehr charakteristische Erscheinungen der Aggregatpolarisation. Sie gestatten unter Umständen die Anordnung der ein Aggregat aufbauenden Teile zu erschließen, auch wenn diese — etwa infolge zu geringer Größe — nicht einzeln sichtbar sind. Von hierher gehörigen Dingen seien zunächst die Sphäritenkreuze besprochen.

Denkt man sich eine große Anzahl von nadelförmigen Kristallen in einer Ebene von einem Punkte aus in dichter Lagerung nach allen Seiten hin radial ausstrahlen, so wird eine solche Sphäritenscheibe — wie man durch einen Blick auf Abb. 5 (S. 25) leicht ersieht — zwischen gekreuzten Nicols ein dunkles Kreuz, Sphäritenkreuz, aufweisen müssen; sein Mittelpunkt fällt mit dem Radiationspunkt der Nadeln zusammen und die Arme mit den Schwingungsrichtungen der Nicols (falls die einzelnen Nadeln „ge-

rade" auslöschen; bei schiefer Auslöschung würde das Kreuz um einen bestimmten Winkel gegen die Schwingungsebenen gedreht sein). Das Sphäritenkreuz (Abb. 15) erinnert in seiner Erscheinung an ein Achsenbild, hat aber mit einem solchen nichts zu schaffen und unterscheidet sich von jenem dadurch, daſz es bei o r t h o skopischer Beobachtung wahrnehmbar ist, an das Objekt gebunden erscheint (d. h. z. B. sich mit ihm im Sehfeld verschiebt), also auch in Teilen des Objektes nur zum entsprechenden Teil auftritt (etwa in einem keilförmigen Ausschnitt aus einer Sphäritenscheibe nur e i n dunkler Kreuzarm); ein Achsenbild dagegen kommt dem Stück eines Kristalls in gleicher Vollständigkeit zu wie dem ganzen und bleibt bei Verschiebung des Kristalls innerhalb des orthoskopischen Gesichtsfeldes im Konoskop unverändert stehen. [1])



M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 15. (Negatives) Sphäritenkreuz in einem Schliff durch eine Prismenperle der Miesmuschel (Mytilus), in der zahlreiche nadelförmige Kalkspatkristalle radiär um ein Bildungszentrum (Perlenkern) angeordnet sind. Vergr. 23 : 1.

Bei regelmäſzig gebauten Sphäritenscheiben bleibt das Kreuz beim Drehen des Tisches wesentlich dasselbe; liegt aber der Radiationspunkt einer Sphäritenscheibe exzentrisch, oder erfolgt die Anordnung der Einzelteile in ihr nicht strahlig zu einem Punkt oder einer Kreislinie, sondern etwa um eine Ellipse als Radiationszentrum, dann treten allerlei V e r z e r r u n g e n d e s S p h ä r i t e n k r e u z e s beim Drehen des Objekttisches auf. So öffnet sich im letzten Falle z. B. das Kreuz in zwei Hyperbeläste, wenn die Achsen der Ellipse unter $\pm 45^0$ zu den Schwingungsrichtungen der Nicols stehen. Alle derartigen Abweichungen lassen sich unschwer analysieren, wenn man die Lage der Schwingungsrichtungen an zahlreichen Stellen (bezw. in die einzelnen Elemente) des Aggregats einträgt.

1) Bei der Entstehung des Achsenbildes wird e i n Kristall g l e i c h z e i t i g i n v e r s c h i e d e n e n Richtungen durchleuchtet, beim Entstehen des Sphäritenkreuzes dagegen fällt das Licht in e i n e r Richtung ein; aber die e i n z e l n e n B a u t e i l e d e s S p h ä r i t e n nehmen v e r s c h i e d e n e L a g e dazu ein.

Bei eingeschalteter Gipsplatte Rot I. O. zeigt eine Sphäritenscheibe statt des dunklen ein rotes Kreuz und die benachbarten Quadranten bieten gegensätzliche Interferenzfarben dar. Sind die aufbauenden Nadeln positiv doppelbrechend (in bezug auf ihre Längsachse), so nehmen die positiven Quadranten steigende Farbe an, die negativen aber sinkende. Bei Nadeln von negativem Charakter kehrt sich die Farbenverteilung um. Demnach unterscheidet man positive und negative Sphäritenkreuze (Abb. 16). Ergibt die Farbenverteilung in einer Sphäritenscheibe ein positives Kreuz, so läßt sich nur dann daraus auf einen positiven Charakter der einzelnen Elemente schließen, wenn sichergestellt ist, daß die optische Achse bezw. die erste Mittel-

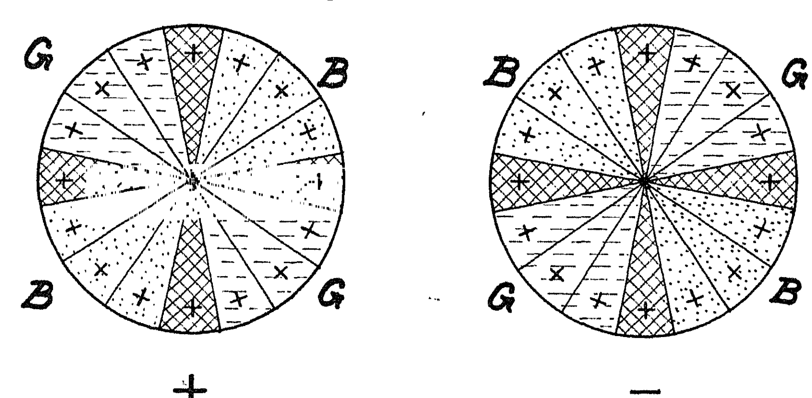


Abb. 16. Schema eines positiven und eines [illegible]. In die den Sphärokristall (Sphärolithen) aufbauenden [illegible]ingungsrichtungen durch Kreuzchen eingetragen. Die gegensätzliche Färbung der Quadranten ist durch Punktierung (= steigende Farbe) und Schraffierung (= sinkende Farbe) angedeutet, sodaß etwa unter Einwirkung einer Gipsplatte Rot I. O. die mit B bezeichneten Quadranten in Blau II. O. die mit G bezeichneten in Gelb I. O. erscheinen würden.

linie der einzelnen Bauteile in die Richtung des Scheibenradius fällt (wie das allerdings bei nadelförmigen Elementen oft der Fall ist). Denn es wäre ja auch denkbar, daß die Einzelteile wirklich negativen Charakter besitzen, aber ihre optischen Achsen tangential liegen; auch dann müßte ein positives Sphäritenkreuz zustande kommen. Umgekehrt würden positive Elemente mit tangentialer Lage der optischen Achse ein negatives Kreuz ergeben. Die richtige Deutung eines Sphäritenkreuzes setzt also voraus, daß man Form, Lagerung und wahren optischen Charakter der Elemente kennt.

Das Sphäritenkreuz tritt auch in einem System von Nadeln auf, die radiär nach allen Richtungen des Raumes von einem Punkte ausstrahlen, bei sog. Sphärolithen oder Sphärokristallen,

die meist mehr oder weniger regelmäßig kugelige Bildungen darstellen. Wird nämlich das Objektiv auf eine äquatoriale Ebene oder einen mittleren Durchschliff eines solchen Sphärolithen eingestellt, so entspricht der abgebildete Teil ja durchaus einer Sphäritenscheibe (s. Abb. 15). Untersucht man aber einen tangentialen Abschnitt eines Sphärokristalls oder einen ganzen Sphärolithen bei so schwacher Vergrößerung, daß er in seinen verschiedenen Ebenen gleichzeitig abgebildet wird, so treten zum dunklen Kreuz noch Interferenzringe hinzu. Sie sind am deutlichsten wahrnehmbar, wenn auf den Mittelpunkt (bezw. einen mittleren Durchschnitt) des Sphärokristalls eingestellt wird, der bei einem tangentialen Abschnitt natürlich nur ideell vorhanden ist. Kehrt also ein solcher Abschnitt oder bei einer Hohlkugel eine Kalotte dem Objektiv die Wölbung zu, dann erscheinen die Interferenzringe am schönsten, wenn tiefer als das Objekt eingestellt wird, ist aber die Höhlung dem Objektiv zugewendet, bei zu hoher Fokussierung. Derartige Sphäritenkreuze mit Interferenzringen werden als Bertrandsche Kreuze bezeichnet.

Schließlich sei auch noch darauf hingewiesen, daß durch Überlagerung von Kristallen allerlei bemerkenswerte Bilder entstehen können. Überschneiden sich z.B. zwei Kristalle von gleicher Stärke und gleichem Charakter der Doppelbrechung mit ihren optischen Achsen rechtwinklig, so bleibt das Überlagerungsgebiet infolge der Kompensationswirkung unter allen Azimuten im Orthoskop dunkel. Bei Kristallen von verschiedener Stärke der Doppelbrechung können je nach der Lage der beiden zueinander und zu den Schwingungsrichtungen der Nicols allerlei additive und subtraktive Erscheinungen auftreten. [1])

ABSCHNITT III

DIE BESCHREIBUNG DER DOPPELBRECHUNGS-ERSCHEINUNGEN BEI NICHTKRISTALLEN

(DIE ELASTIZITÄTSELLIPSE NACH NÄGELI UND SCHWENDENER)

Die Mineralogie greift für die Beschreibung der optischen Symmetrieverhältnisse in einem gegebenen Falle auf die Beziehungen zurück, die zwischen ihnen und der Kristallgestalt bestehen; so geht

1) Kristalle, die mit den gleichwertigen Richtungen parallel verwachsen sind, bieten dieselben optischen Erscheinungen dar wie ein Kristallindividuum. Solche Parallelverwachsungen lassen sich oft nur durch Ätzung erkennen, indem die Grenzen der aufbauenden Einzelkristalle dann hervortreten. Sind einachsige Kristalle mit ihren optischen Achsen (= kristallographischen Hauptachsen) nicht aber mit ihren kristallographischen Nebenachsen parallel verwachsen, so verhält sich das Aggregat optisch wie ein Kristallindividuum; beim Ätzen zeigen aber die Einzelindividuen verschiedene Stellung der Ätzfiguren auf der gleichen Fläche des Aggregats.

z. B. bei tetragonalen und hexagonalen Kristallen die optische Achse stets der stereometrischen Hauptachse des Kristalls parallel. Zahlreichen doppelbrechenden Gebilden des Tierkörpers, den organisierten Substanzen, fehlt aber ein durchgängiger Raumgitterfeinbau, wie er für ein Kristallindividuum charakteristisch ist, und damit auch die Kristallgestalt. Vielmehr handelt es sich um Aggregate gesetzmäßig ausgerichteter kleinster Teilchen, wobei noch die Ausrichtung in einem morphologisch einheitlichem Gebilde oft nicht längs einer Geraden erfolgt, sondern von Ort zu Ort einen von der Gesamtform des Gebildes abhängigen Verlauf zeigen kann. Obwohl die Prüfung solcher Nichtkristalle letzten Endes zu den gleichen optischen Verhältnissen führt, wie sie bei ein- und zweiachsigen Kristallen verwirklicht sind, so hat sich doch in der biologischen Literatur ihre Beschreibung mittels des Begriffs der Elastizitätsellipse im Sinne von Nägeli und Schwendener[1]) eingebürgert, die auf die Erscheinungen der akzidentellen Doppelbrechung bei gepreßtem und gedehntem Glas zurückgeht und zwar die optischen Befunde mit der Deformation, die das Glas durch Pressen usw. erleidet, in anschaulichen Zusammenhang bringt. Doch sei gleich bemerkt, daß man sich durch diese Art der Beschreibung nicht verleiten lassen darf, im jeweiligen Falle gleiche Ursachen der Anisotropie vorauszusetzen.

Um sich die Grundtatsachen vorzuführen, bedient man sich am bequemsten eines Würfels aus Leimgallerte (von etwa 1 cm Kantenlänge), die optisch ebenso auf Druck und Zug reagiert wie Glas. Denkt man sich in einem solchen Würfel eine Kugel einbeschrieben und drückt ihn mit den Fingern von zwei Gegenseiten her zusammen, so wird die Kugel in ein abgeplattetes Ellipsoid verwandelt, wie es durch Rotation einer Ellipse um ihre kurze — in der Druckrichtung gelegene — Achse entstehen würde (vgl. Abb. 17 a).

Liegt die Achse des Rotationsellipsoids parallel der Mikroskopachse — wenn man z. B. den Würfel in einem Kompressorium (zwischen zwei horizontal übereinander gelegenen Objektträgern) preßt — so bleibt das Objekt orthoskopisch unter allen Azimuten dunkel[2]), und konoskopisch erscheint ein negativ einachsiges Interferenzbild.[3]) Geht

1) Das Mikroskop, Theorie und Anwendung desselben, 2. Aufl., Leipzig 1877.
2) Infolge ungleichmäßigen Druckes oder bereits vorher in der Gelatine bestehender Spannungen fällt der Versuch selten ganz rein aus; doch bleibt ein eklatanter Unterschied gegenüber anderer Lage der Druckrichtung bestehen. 3) Für den letzten Versuch bringt man am besten eine mehrere Millimeter dicke Platte aus Leimgallerte von etwa $^1/_2$ qcm Fläche auf einen Objektträger, legt ein Deckglas auf und übt nun auf dieses Präparat mittels des darauf gesenkten starken Objektives einen mäßigen Druck in der Richtung der Mikroskopachse aus.

aber die Rotationsachse des Ellipsoids parallel dem Objekttisch, indem man den Würfel von der vorderen und hinteren oder von der rechten und linken Fläche her zwischen den Fingern zusammendrückt, so wird der Würfel bei Drehung des Objekttisches um 360° viermal stark (und farbig) hell und viermal dunkel, das letzte, wenn die Achsen des Ellipsoids mit den Schwingungsrichtungen der Nicols zusammenfallen; über der Gipsplatte zeigt der Würfel steigende Farben, wenn die kürzere (= Rotations) achse des Ellipsoids unter — 45° dahin geht.

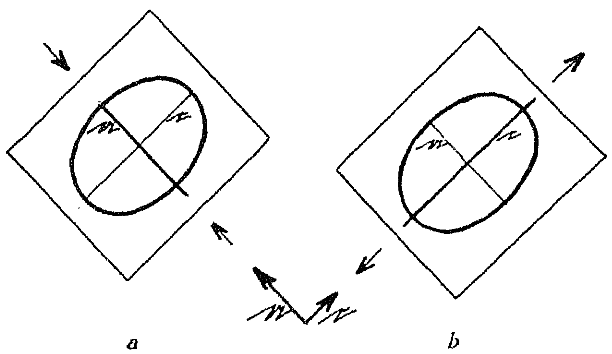


Abb. 17. a) Ge[illegible]würfel mit eingetragener Elastizitätsellipse; deren Achsen [illegible] diejenige von beiden, welche die Rotationsachse des Dru[illegible]gleich die optische Achse ist, wurde dicker ausgezogen. [illegible]oppelbrechung der Ellipsoide (bezogen auf ihre Rotations- (= optische) Achse, zeigen die Objekte bei gleichsinniger Orientierung der wirksamen [illegible]atte, deren Schwingungsrichtungen unten in der Abbildung angege[illegible] in der hier gewählten Stellung Additionsfarbe: die längere Achse der Ellipse kennzeichnet also die Richtung c.

Demnach verhält sich der g e p r e ß t e W ü r f e l (aus Glas oder Leimgallerte) wie ein n e g a t i v e i n a c h s i g e r K r i s t a l l, und zwar kennzeichnet die R o t a t i o n s a c h s e, d. h. d i e k u r z e A c h s e d e s D r u c k e l l i p s o i d s, d i e o p t i s c h e A c h s e.

Ganz ähnliche Erscheinungen treten beim D e h n e n eines solchen Würfels ein: aus der einbeschriebenen Kugel wird alsdann ein v e r l ä n g e r t e s Ellipsoid mit der R o t a t i o n s a c h s e i n R i c h t u n g d e s Z u g e s, also ein Ellipsoid, wie es durch Drehen einer Ellipse um ihren l ä n g e r e n Durchmesser entstehen würde (vgl. Abb. 17 b). Auch jetzt verhält sich der Würfel doppelbrechend, wobei wiederum die Achsen des Ellipsoids die Schwingungsrichtungen bestimmen, nunmehr aber die l ä n g e r e von ihnen sich als o p t i s c h e A c h s e erweist; geht sie diagonal durch die p o s i t i v e n Quadranten, so treten steigende Farben auf. Der g e d e h n t e Würfel zeigt also ein Verhalten ähnlich einem p o s i t i v e i n a c h s i g e n K r i s t a l l, dessen optische Achse mit der Zugachse übereinfällt. [1])

[1]) Während bei einem Würfel aus Leimgallerte Druck mit den Fingern hinreicht, um starke Doppelbrechung (Ansteigen der Interferenzfarben durch mehrere

Es sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß die hier besprochenen Ellipsoide des Druckes und Zuges nicht mit den Fresnelschen Ellipsoiden der Kristalloptik identisch sind und daß der Begriff der optischen Elastizität (s. S. 23, u. Anm. 3 dort) nichts mit der Elastizitätsellipse nach Nägeli und Schwendener zu schaffen hat.

Wie Glas und Leim verhalten sich fast alle isotropen Substanzen, wenn sie durch mechanische Einflüsse doppelbrechend werden: d. h. Druck erzeugt ein optisches Verhalten ähnlich einem negativen Kristall, Zug Eigenschaften wie bei einem positiven. Einige sehr bemerkenswerte Umkehrungen dieser Regel (z. B. Tragant-, Kirschgummi s. S. 10, und einige andere Gummiarten, Guttapercha) finden darin ihre Erklärung, daß es sich nicht um echte Spannungs- sondern Micellardoppelbrechung handelt. [1])

Die Durchschnittsansicht der beiden Ellipsoide ist für einen Beobachter, der durch den Tubus blickt, ein Kreis bei Parallelität von optischer (Rotations-) und Mikroskopachse, in allen übrigen Stellungen eine Ellipse, die Elastizitätsellipse, deren Achsen die Schwingungsrichtungen kennzeichnen. Aus einem Vergleich der Figuren 17 a und b erhellt, daß bei beiden Elastizitätsellipsoiden — dem abgeplatteten und dem verlängerten — dann steigende Farben unter der Einwirkung der Gipsplatte eintreten, wenn die längere Achse der Ellipse diagonal durch die positiven Quadranten geht; da diese letztgenannte Richtung $\mathfrak{c}$ im Gips entspricht, so kennzeichnet also die lange Achse der

Ordnungen) zu erzeugen, muß man sich bei einem Glaswürfel der Pressung in einer schraubstockähnlichen Vorrichtung bedienen. Um sich aber von der grundsätzlichen Übereinstimmung im Verhalten von Glas und Gelatine zu überzeugen, genügt folgender Versuch. Man zieht aus einem leicht schmelzbaren Glasstab über der Flamme eines Bunsenbrenners einen ungefähr 0,5 mm dicken Faden von etwa 5 cm Länge aus, den man an einem seiner Enden mittels etwas Siegellack längs auf einem Objektträger befestigt; um störende Reflexionen an seiner Oberfläche zu vermeiden, benetzt man ihn dann in seinem mittleren Teil mit einem großen Tropfen Wasser und legt ein Deckglas auf, sodaß das freie Ende des Fadens unter ihm hervorragt. Bewegt man das letzte ein wenig in der Ebene des Objektträgers, so wird der Faden gekrümmt, also an seiner konvexen Seite gedehnt, an seiner konkaven zusammengepreßt. Demgemäß beobachtet man unter schwacher Vergrößerung, wenn der Faden unter + 45° zwischen den gekreuzten Nicols bei eingeschalteter Gipsplatte orientiert ist, an der konvexen Seite steigende, an der konkaven sinkende Interferenzfarben; die mittlere Zone des Fadens bleibt optisch neutral. 1) H. Ambronn, Über Anomalieen bei der accidentellen Doppelbrechung, Ber. Verh. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math.-phys. Klasse, Bd. 50, Naturwissenschaftl. Teil (1898) S. 1.

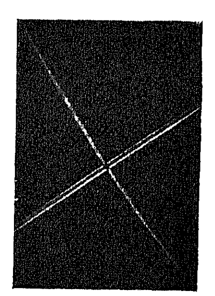
Ellipse der Richtung der *kleineren optischen* Elastizität.[1]) Dabei bleibt allerdings der Unterschied bestehen, daß beim gedehnten Würfel die längere Achse der Durchschnittsellipse zugleich die Rotationsachse des Ellipsoids ist, beim gepreßten dagegen nicht. Läßt man aber die Lage der Rotations- bezw. der optischen Achse zunächst unberücksichtigt — und bei manchen Objekten ist sie unbekannt — so kann man die beobachteten *Erscheinungen der Doppelbrechung kurz und eindeutig dadurch beschreiben, daß man die Lage der Elastizitätsellipse in dem untersuchten Objektdurchschnitt* genau angibt.

Man prüft also das *Objekt* zwischen gekreuzten Nicols mittels der Gipsplatte und bringt es in *Additionsstellung* (sodaß es also steigende Farben zeigt); dann verläuft gemäß dem oben Gesagten die *längere Achse der Elastizitätsellipse unter* + 45° (d. h. *durch die positiven Quadranten*) und in dieser Weise wäre sie in einer Skizze des Objektes einzutragen oder durch die Angabe einer ihr parallelen Richtung im Objekt in der Beschreibung festzulegen.

Um die Lage der Elastizitätsellipse auf einem optischen oder wirklichen Durchschnitt des Objektes kurz formulieren zu können, hat man den Begriff des „*verhältnismäßigen Charakters der Doppelbrechung*“[2]) eingeführt. Während die Bestimmung des wahren Charakters der Doppelbrechung die Lage der optischen Achse (bezw. der I. Mittellinie) als gegeben voraussetzt (vgl. S. 32), nimmt man bei der Angabe des verhältnismäßigen Charakters der Doppelbrechung eine beliebige der beiden festgestellten Schwingungsrichtungen an Stelle der optischen Achse an, d. h. bezieht den Charakter der Doppelbrechung auf sie. Der Ausdruck, ein Objekt ist *verhältnismäßig positiv in bezug auf eine Richtung* (etwa eine bestimmte Dimension — z. B. Länge — oder Struktur — Faserung, Streifung, Schichtung —) besagt nur, daß *diese Richtung* auf dem geprüften Durchschnitt des Objektes *der großen Achse der Elastizitätsellipse* (der Richtung kleinerer optischer Elastizität) entspricht; und die Angabe, ein Objekt sei *verhältnismäßig negativ in bezug auf eine Richtung*, gibt nur an, daß diese Richtung der *kleinen* Achse der Elastizitäts-

1) Auf Gipsplatten, die zur Prüfung biologischer Objekte dienen, ist gewöhnlich als einzige Schwingungsrichtung — und oft ohne nähere Bezeichnung — die Richtung c, also die *große Achse der Elastizitätsellipse*, angegeben, (betreffs Unterscheidung der Richtungen vgl. Anmerkung 1, S. 29). 2) In der Mineralogie pflegt man in diesem Sinne vom optischen Charakter des Schnittes zu sprechen.

ellipse (= der Richtung größerer optischer Elastizität) parallel geht. Die Beobachtungen, daß etwa in einer Faser die eine Schwingungsrichtung der Längsachse der Faser parallel, die andere senkrecht dazu geht, und daß von diesen beiden die erste der großen Achse der Elastizitätsellipse entspricht (d. h. = c ist), kann man kurz in die Worte fassen: die Faser ist positiv in bezug auf ihre Länge.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 18. Zwei menschliche Haare unter rechtem Winkel gekreuzt. Die Kreuzbalken in Diagonalstellung. Vergr. 10 : 1.

Untersucht man z. B. menschliche Haare in polarisiertem Licht, so ergibt sich, daß sie fast ganz auslöschen, wenn ihre Länge der einen oder anderen Schwingungsrichtung der Nicols parallel geht, und daß sie am hellsten erscheinen, wenn ihre Länge diagonal verläuft (Abb. 18). Demnach liegen die Schwingungsrichtungen im Haar parallel und senkrecht zu seiner Längsachse. Über einer Gipsplatte Rot I. O. zeigt das Haar s t e i g e n d e Farbe, wenn seine Längsrichtung unter + 45° dahingeht. Die Elastizitätsellipse muß also derart ins Haar eingetragen werden, daß ihre l a n g e A c h s e m i t d e r L ä n g s r i c h t u n g des Haares übereinstimmt (vgl. Abb. 19). Dieses Ergebnis formulieren wir mit den Worten: „D a s H a a r i s t p o s i t i v d o p p e l b r e c h e n d i n b e z u g a u f s e i n e L ä n g s r i c h t u n g."

Ob mit dem so angegebenen v e r h ä l t n i s m ä ß i g e n Charakter der Doppelbrechung des Haares sein w a h r e r optischer Charakter getroffen ist, läßt sich nach den bis jetzt genannten Beobachtungen nicht entscheiden; denn wir wissen noch nichts über die Beziehungen zwischen Schwingungsrichtungen und optischer Achse, ob nämlich die Längsrichtung des Haares wirklich die Richtung der optischen Achse ist. Da nun ein Querschnitt durch ein Haar (bei Parallelität von Haar- und Mikroskopachse) unter allen Azimuten im Orthoskop dunkel bleibt, im Konoskop aber ein einachsiges und zwar positives Achsenbild liefert, so folgt, daß das Haar nicht nur in bezug auf seine Längsachse, sondern wirklich positiv einachsig ist.

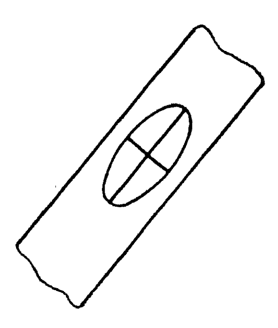


Abb. 19. Schema. Stück eines Haares mit eingetragener Elastizitätsellipse; sie muß mit ihrem langen Durchmesser (= Richtung c) parallel der Längsrichtung des Haares eingezeichnet werden, weil das Haar bei eingeschalteter Gipsplatte unter + 45° steigende Farben zeigt.

Im Vergleich zum Glaswürfel verhält sich das Haar also optisch derart, a l s o b es in seiner Längsrichtung gespannt wäre.

Die optischen Erscheinungen wie bei z w e i a c h s i g e n Kristallen kommen zustande,

wenn man einen Glas- oder Gelatinewürfel in zwei zueinander senkrechten Richtungen gleichzeitig Druck (oder Zug) verschiedener Stärke aussetzt. Erzeugt man, z. B. in der auf S. 51 Anm. 3 angegebenen Weise, durch Druck parallel der Mikroskopachse, das einachsige Interferenzbild einer Gelatineplatte und preßt die Platte dann noch von den Seiten her in einer Diagonalrichtung mittels einer Pinzette leicht zusammen, so öffnet sich das Kreuz und seine Hälften weichen in der anderen Diagonale als Hyperbeln auseinander. Eine einbeschriebene Kugel würde unter solchen Umständen zu einem dreiachsigen Ellipsoid [1]) deformiert, dessen zwei Achsen durch die beiden Druckrichtungen bestimmt wären, dessen dritte auf diesen beiden senkrecht stände. Schnitte senkrecht zu einer beliebigen dieser drei Achsen würden stets Ellipsen als Durchschnittsflächen geben, d. h. keine von diesen Ellipsoidachsen ist mehr eine optische Achse. Legt man aber eine Ebene durch die größte und die kleinste Achse des dreiachsigen Ellipsoids („Achsenebene"), so finden sich darin unter bestimmtem Winkel („Achsenwinkel") zueinander geneigt, zwei Richtungen („optische Achsen"), in denen keine Doppelbrechung besteht; senkrecht zu diesen Richtungen liefert das dreiachsige Ellipsoid kreisförmige Durchschnitte. Gerade so wie bei zweiachsigen Kristallen kann man auch hier aus dem Achsenbild bei Benutzung der Gipsplatte die optischen Verhältnisse parallel den drei Ellipsoidachsen entnehmen, d. h. eine Vorstellung von der Gestalt des Elastizitätsellipsoids (des Druckes) gewinnen. Dabei ist aber zu beachten, daß Größe der optischen Elastizität und Achsen des Druckellipsoids sich gegenteilig verhalten (da ja der langen Achse der Druckellipse c entspricht). Bei einem positiv zweiachsigen Objekt hat das Druckellipsoid seine größte Achse in der Richtung der I. Mittellinie, d. h. der Halbierenden des spitzen Achsenwinkels (es ähnelt also dem ausgezogenen Rotationsellipsoid eines positiv einachsigen Körpers), bei einem negativen die kleinste Achse in Richtung der I. Mittellinie (es ähnelt also dem abgeplatteten Rotationsellipsoid eines negativ einachsigen Körpers); die mittlere Achse des Ellipsoids ist immer senkrecht zur Achsenebene. Auch orthoskopisch kann man vorgehen. Man stellt drei zu einander senkrechte Durchschnitte des Objektes her und bestimmt die Lage der Elastizitätsellipse in ihnen. Seien die drei aufeinander senkrechten und zugleich den Ellipsendurchmessern entsprechenden Richtungen x, y, z, und es ergeben sich für den einen Schnitt $x > y$, für den zweiten $y > z$ und für den dritten $x > z$, so folgt daraus $x > y > z$ als Größenverhältnis der Ellipsoidachsen.

1) Ein solches Ellipsoid ist kein Rotationskörper mehr.

Im Gegensatz zu den Kristallen zeigen die anisotropen kolloidalen Gebilde des Tierkörpers häufig eine kontinuierliche Änderung der Schwingungsrichtungen in bezug auf ihre Gesamtform. Krümmt man z. B. eine positiv einachsige Faser zu einer Schleife zusammen, so liegen in den einzelnen Teilen eines solchen Gebildes die Elastizitätsellipsen verschieden zu den Schwingungsrichtungen der Nicols und daher müssen die einzelnen Abschnitte von einander abweichendes Verhalten in polarisiertem Lichte zeigen (vgl. Abb. 20). Menschliche Haare eignen sich gut zu solchen Versuchen; biegt man ein solches zu einer kreisförmigen Schleife, so muſz es an jenen Stellen dunkel erscheinen, an denen die Achsen der Elastizitätsellipsen den Schwingungsrichtungen der Nicols parallel gehen. [1]) So entsteht eine an ein Sphäritenkreuz erinnernde Erscheinung, deren Charakter sich über einer Gipsplatte als negativ erweist (vorher dunkle Stellen rot, positive Quadranten in sinkenden, negative in steigenden Farben), obwohl das Haar an sich positiv doppelbrechend ist (s. o.). Dieser Umstand erklärt sich aus dem tangentialen Verlauf des Haares. In der Objektebene um einen Punkt herum radial angeordnete Haare würden natürlich eine Art positives Sphäritenkreuz ergeben. Kennt man also den optischen Charakter, der ein solches Gebilde aufbauenden Elementarteile, so kann man aus der Gesamterscheinung im polarisierten Licht ihre Anordnung erschlieſzen, ohne daſz die einzelnen Elemente getrennt wahrnehmbar zu sein brauchten. Handelt es sich wie oft um Strukturen, die aus positiv einachsigen Fibrillen (Faserachse = optische Achse) erbaut sind, dann läſzt sich aus einem positiven Sphäritenkreuz ein radialer, aus einem negativen ein tangentialer Fibrillenverlauf entnehmen.

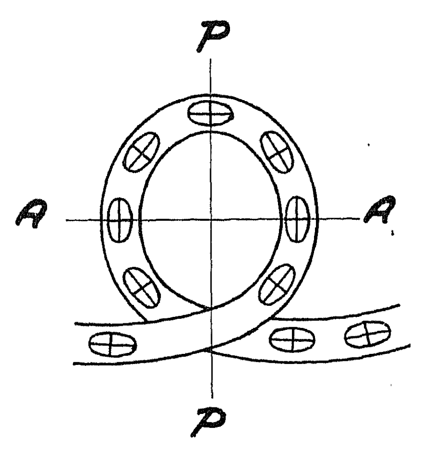
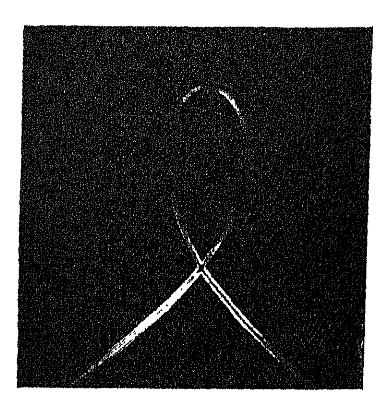


Abb. 20. Schema. Zu einer Schleife gekrümmtes Haar mit eingetragenen Elastizitätsellipsen; man achte auf deren wechselnde Stellung zu den Schwingungsrichtungen der Nicols AA, PP.

1) Am besten trägt man das Haar in Balsam ein, stellt die Schleife dann zunächst ziemlich groß her, bedeckt sie mit einem Deckglas, läßt aber ihre Enden frei vorstehen und zieht erst jetzt die Schleife so eng, daß sie mit einem schwachen Objektiv mit einem Mal überschaut werden kann.

Bildet man eine mehr elliptische Haarschleife und lagert sie wie in Abb. 21, so befinden sich die Haarenden annähernd in Diagonalstellung, erscheinen also hell, und in der Schleife treten nur drei größere dunkle Abschnitte auf. Dort, wo die Enden am spitzen Teil der Schleife sich ungefähr rechtwinklig überschneiden, nehmen ihre Elastizitätsellipsen gegensätzliche Stellung zueinander und auch zu den Schwingungsebenen der Nicols ein; es herrscht in diesem Gebiet Dunkelheit so gut wie im Mittelpunkt des Haarkreuzes (vgl. Abb. 18), wobei Voraussetzung ist, daß die übereinanderliegenden Teile von gleicher Stärke der Doppelbrechung, also im vorliegenden Falle insbesondere gleich dick sind. Bei verwickelt gebauten Objekten muß man die Lage der Elastizitätsellipsen an vielen Punkten feststellen, um eine Übersicht ihres Aufbaues zu erlangen.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 21. Zur Schleife gebogenes menschliches Haar zwischen gekreuzten Nicols. Vergr. 13:1.

ABSCHNITT IV

HERSTELLUNG UND UNTERSUCHUNG DER PRÄPARATE

Verglichen mit der Herstellung gefärbter Schnittpräparate ist die Zubereitung der Objekte für Untersuchung in polarisiertem Lichte einfach. Es empfiehlt sich im allgemeinen, um Polarisationserscheinungen durch Beugung, Reflexion usw. (s. S. 15) zu vermeiden, die Objekte möglichst in Medien von annähernd gleichem Brechungsindex einzuschließen. Da Objekte, die deutliche Erscheinung von Doppelbrechung zeigen, meist ziemlich hohe Brechungsindices besitzen, so erfüllt der — auch durch seine Dauerhaftigkeit empfehlenswerte — Einschluß in K a n a d a b a l s a m diese Bedingung in vielen Fällen (insbesondere bei Kalkgebilden, leimgebenden Fasern, Knochen, Knorpel, Horngebilden). Man prüfe aber auch die Doppelbrechung in M e d i e n v o n v e r s c h i e d e n e m B r e c h u n g s i n d e x (z. B. Wasser, Glyzerin, Xylol), um festzustellen, ob Stäbchendoppelbrechung in Frage kommt.

Kleine Objekte, deren Doppelbrechung auf der Anwesenheit von kristallinischem Kalk beruht (z. B. Schalen von Foraminiferen, isolierte Spicula von Kalkschwämmen, Korallen u. dgl. mehr) können getrocknet für sich oder in der üblichen Weise mit dem Weichkörper durch Alkohol steigender Konzentration entwässert und dann durch ein Zwischenmittel (etwa Xylol) in Balsam unter Deckglas eingebettet werden und liefern so fast unvergängliche Präparate. Gröſzere Objekte dieser Art, z. B. Molluskenschalen, sind mangels hinreichender Durchsichtigkeit nur in kleinen (durch Absprengen, Zertrümmern, auch Mazeration zu gewinnenden) Stücken oder Schliffen [1]) einer Untersuchung im polarisierten Lichte zugänglich. Die mühsame Schliffmethode läſzt sich in manchen Fällen durch Säurewirkung ersetzen, indem man das zu bearbeitende Stück so lange mit einem mit Säure befeuchteten Wattebausch reibt, bis es hinreichend durchsichtig geworden ist. Dieses Verfahren kann auch in Kombination mit der Schliffmethode vor allem bei sehr bröcklichem Material gebraucht werden. Natürlich muſz man sich vergewissern, daſz die Säure nicht Änderungen der Struktur, Umkristallisation u. dgl. herbeiführt.

Bei wasserhaltigen (kolloidalen) Objekten irgendwelcher Art (z. B. bei leimgebenden Fasern) empfiehlt es sich durchaus, die Objekte auch im frischen Zustand und während ihrer Entwässerung (durch steigenden Alkohol zum Einschluſz in Balsam) zwischen gekreuzten Nicols zu prüfen. Man wird dann oft die Beobachtung machen können, daſz die Stärke der Doppelbrechung sich mit dem Entwässern ändert, sinkt, steigt oder gar erst hierbei bemerkbar wird. Man beachte, daſz gewisse Zwischenmittel (z. B. Nelkenöl) bei verschiedenen skelettbildenden Substanzen den Charakter der Doppelbrechung umkehren. Auch prüfe man den Einfluſz quellender Mittel (Säuren, Alkalien) und anderer chemischer Substanzen und mechanischer Einwirkung auf die Doppelbrechung. [2])

Verarbeitet man bereits konserviertes Material, so ist dabei die Änderung der Doppelbrechung, die möglicherweise durch die Vorbehandlung eingetreten sein kann, in Rechnung zu setzen. Die Art der Fixierung ist dabei nicht gleichgültig. Oft dürfte Alkohol hierfür am geeignetsten sein.

Bei Objekten aus kolloidalen Substanzen wird man vielfach mit Total- oder Zupfpräparaten auskommen (z. B. isolierte Muskel-, Nerven-, Bindegewebsfasern). Sind Schnitte nötig, wie

1) Über die Herstellung von Schliffen vgl. die bekannten Lehr- und Handbücher der Mikrotechnik, z. B. Becher-Demoll, Einführung in die mikroskopische Technik, Leipzig 1913. 2) Über einen kleinen zweckmäßigen Apparat zum Dehnen von Fasern und Membranen vgl. bei Ambronn „Anleitung“ S. 12.

etwa für die Querschnittsansichten von Kutikulen usw., so genügt für viele Fälle Einbettung des Objektes zwischen Holundermark oder alkoholgehärteter Leber und das Rasiermesser aus freier Hand geführt. Allerdings kann eine gleichmäßzige, beliebig variable und bekannte Schnittdicke, wie nur das Mikrotom sie zu liefern vermag, auch für die Untersuchung in polarisiertem Lichte erwünscht sein. Denn die Schnittdicke ist für die Interferenzfarbe mit maßzgebend; ungleichmäßzige Dicke eines Schnittes täuscht also insbesondere dem Anfänger durch einen Wechsel der Interferenzfarben bei einem strukturell überall gleichartigen Objekt verwickeltere Verhältnisse vor, als in Wirklichkeit gegeben sind. [1])

Sowohl Paraffin- wie Zelloidineinbettung ist zum Mikrotomieren brauchbar, die letzte aber bei der Zähigkeit vieler hierher gehöriger Objekte, auch weil sie diese manchmal weniger verändert und sehr geringe Schnittdicken meist nicht erforderlich sind, vorteilhafter. Allerdings muß man darauf achten, daß das Zelloidin beim Eindicken nicht mitsamt dem Objekt schrumpft, was starke unnatürliche (dann auch im Zelloidin selbst wahrnehmbare) Doppelbrechung hervorruft. Bei Paraffinschnitten muß man für gründliche Entfernung des Paraffins vor dem Einschluß in Balsam sorgen, da zurückgebliebene Reste von ihm im Balsam gelöst werden, dann auskristallisieren und im dunklen Sehfeld des Polarisationsmikroskops störend aufleuchten. Überhaupt beeinträchtigen doppelbrechende Verunreinigungen, die sich im gewöhnlichen Lichte kaum bemerkbar machen (Handtuchfasern z. B.), zwischen gekreuzten Nicols gelegentlich ein sonst tadelloses Präparat sehr.

Die Schnittdicke ist nach der Stärke der Doppelbrechung des jeweiligen Objektes auszuproben. Schwache Doppelbrechung erfordert größzere Schnittdicke, um deutlich in die Erscheinung zu treten. Unter 10 μ wird man nur selten, bei feinen Strukturen, heruntergehen müssen; meist ist größzere Schnittdicke 30—60 μ ja noch erheblich mehr das Richtige.

Stets untersuche man ein Objekt nicht nur in einer, sondern in mehreren, am besten drei aufeinander senkrechten Schnittrichtungen, bezw. kleine ganze Objekte in allen möglichen Stellungen.

---

1) Auch kann bei bekannter Schnittdicke und -richtung (in bezug auf das optische Verhalten) — also etwa, wenn man weiß, daß die Schnittrichtung der optischen Achse parallel geht — aus der Interferenzfarbe auf die Stärke der Doppelbrechung (den Gangunterschied der beiden polarisierten Lichtkomponenten gemessen in μμ) geschlossen werden. Tabellen, welche die genannten Größen in Beziehung setzen, finden sich in den Darstellungen der petrographischen Untersuchungsmethoden.

Färbungen des Objektes (auch Gold- und Silberimprägnierung) kommen nur in Frage, wenn man sich seinen künstlichen Pleochroismus vorführen [1]) oder das Objekt zugleich der gewöhnlichen histologischen Untersuchung (färberischen Analyse) unterziehen will. Setzen die Färbungen im letzten Falle die Lichtdurchlässigkeit des Präparates nicht zu sehr herab, dann stören sie kaum bei der Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols, am meisten noch, indem sie sich einer zu beobachtenden Interferenzfarbe beimengen. Jedenfalls lohnt es oft, Präparate, die zu gewöhnlichen histologischen Untersuchungen hergestellt wurden, auch einmal in polarisiertem Licht zu prüfen. [2])

Die Sichtbarkeit ungefärbter Objekte im gewöhnlichen Licht (Hell- und Dunkelfeld) beruht auf Beugungs- und Brechungseffekten an den inneren Strukturgrenzen und an der Außenfläche der Objekte. Diese Erscheinungen werden umso wirksamer, je größer der Unterschied der Brechungsindices von Objekt und Medium, bezw. der einzelnen Strukturteile gegeneinander ist und je enger der beleuchtende Strahlenkegel gewählt wird. In polarisiertem Licht liegen die Dinge wesentlich anders. Ein Einfluß der Objekte auf den Polarisationszustand des beleuchtenden Lichtes erfolgt — bei echter Anisotropie — nur dort, wo das Licht in das vektorielle Gefüge des Objektes eintritt. Aus diesem Grunde ist also ein Einbetten des Objektes in ein Medium gleicher Brechkraft geboten, das den Übergang des Lichtes aus dem Medium ins Objekt und umgekehrt sich ungehemmt vollziehen läßt. Unter solchen Umständen macht man daher auch öfter die Beobachtung, daß ein Objekt, das im gewöhnlichen Licht (Hellfeld) starker Abblendung bedarf, um sichtbar zu werden, in polarisiertem bei viel höherer Beleuchtungsapertur das günstigste Bild ergibt. Dabei ist allerdings Voraussetzung, daß die benutzten Objektive so gut korrigiert sind, daß die Abbildung auch durch ihre Randteile in befriedigender Weise vollzogen wird. Beim Bestimmen von Auslöschrichtungen und Interferenzfarben sind enge Beleuchtungskegel zu wählen. Schiefe Beleuchtung in polarisiertem Licht spielt für biologische Untersuchungen keine wesentliche Rolle.

Gelegentlich kann die Anwendung monochromatischen Lichtes vorteilhaft sein, so z. B. zur Verdeutlichung unscharfer

1) Pleochroismus wird keineswegs durch alle Farben erzielt; Voraussetzung ist, daß die — in das betreffende Objekt orientiert eingelagerten — Farbstoffteilchen selbst kristallinisch sind und Pleochroismus darbieten. 2) Schnitte, die mit einer Glimmerunterlage in Balsam eingetragen werden (wie oft in Kursen), eignen sich wegen der starken Anisotropie des Glimmers nicht zum Untersuchen in polarisiertem Licht.

Achsenbilder. Solches einfarbiges Licht erhält man in einer für qualitative Untersuchungen hinreichenden Reinheit mittels Glasfiltern, die enge Spektralbezirke hindurch lassen (z. B. gewisse „L i f a" Lichtfilter) und am besten irgendwo zwischen Lichtquelle und Präparat, etwa im Niveau der Kondensorblende, eingeschaltet werden.

Bei der Auswahl der O b j e k t i v e für Arbeiten in polarisiertem Licht ist darauf zu achten, daſz die Objektive an sich keine Spannungsdoppelbrechung besitzen [1]), wie sie sich beim Fassen der Linsen manchmal in erheblichem Maſze einstellt, aber in gewöhnlichem Licht der Bildgüte keinen Abbruch tut. Groſze Mikroskopwerkstätten können aus der Menge der überhaupt angefertigten Objektive vollkommen spannungsfreie aussuchen und rüsten ihre Polarisationsmikroskope damit aus. Apochromate und Fluoritsysteme, die vermöge der vollkommeneren Strahlenvereinigung auch in polarisiertem Licht ihre Überlegenheit über Achromate erweisen, zeigen oft Doppelbrechung des in ihnen verwandten Fluſzspats. Hält sie sich in mäſzigen Grenzen, so steht ihrer Verwendung am Polarisationsmikroskop wenigstens für orthoskopische Untersuchungen nichts im Wege (im Konoskop — wo diese Erscheinungen stören könnten — kommt überhaupt der Unterschied von Achromaten und Apochromaten in bezug auf die Güte der Strahlenvereinigung nicht in Frage). [2])

Beim Gebrauch von K o n d e n s o r e n und Objektiven h o h e r A p e r t u r tritt eine geringe Aufhellung des Sehfeldes zwischen gekreuzten Nicols ein, die mit den bisher erörterten Dingen nichts zu schaffen hat, sondern durch die Drehung der Schwingungsebene des polarisierten Lichtes an den stark gekrümmten Linsenflächen bedingt ist. Dieser Umstand setzt also der Verwendung weitgeöffneter Beleuchtungskegel eine gewisse Grenze.

Die Regel, mit schwachen Objektiven die Untersuchung zu beginnen und dann erst zu stärkeren fortzuschreiten, gilt, wie für jegliches Mikroskopieren, so auch für das Arbeiten in polarisiertem Licht. Zwischen gekreuzten Nicols treten manchmal Strukturen infolge des Kontrastes zum dunklen Sehfeld bei vergleichsweise schwachen Vergrö-

1) Man prüft das am besten, indem man — natürlich ohne Präparat — nach Herausnahme des Okulars das ganz von Licht erfüllte (Kondensor einschalten!) Öffnungsbild des Objektivs zwischen gekreuzten Nicols beobachtet, während man das Objektiv in seinem Ansatzgewinde dreht. Tritt dabei starke Aufhellung des ganzen Öffnungsbildes oder einzelner Teile desselben ein, so ist das Objektiv für Untersuchungen in polarisiertem Licht (insbesondere konoskopische) unbrauchbar.

2) Nach längerer Erfahrung kann ich als ein für Untersuchungen in polarisiertem Licht sehr geeignetes s t ä r k e r e s Objektiv, das F l u o r i t s y s t e m 1/7 a (Ölimmersion) von E. L e i t z - Wetzlar empfehlen, das zweckmäßig mit p e r i p l a n a t i s c h e n Okularen zu gebrauchen ist.

ßerungen hervor (ähnlich wie bei Verwendung gewöhnlichen Lichtes das Dunkelfeld sich dem Hellfeld überlegen erweisen kann, obwohl die Auflösung nicht erhöht wird). Doch wird der Biologe bei der Feinheit vieler Strukturen öfter als der Mineraloge auch zu stärkeren Objektiven greifen müssen. Sehr ausgedehnte Objekte kann man auch ohne Objektiv und Okular zwischen gekreuzten Nicols betrachten.

Bei der Untersuchung sehr schwach doppelbrechender Objekte muß man kräftig beleuchten, aber sorgfältig alles auffallende Licht vom Präparat fern halten (Beschatten des Objekttisches mit der Hand oder Aufsetzen einer Pappröhre auf das Präparat, in die das Objektiv eingeführt wird). Auch das Auge muß vor Seitenlicht geschützt werden, und der Beobachter soll ihm beim Übergang vom gewöhnlichen Licht zu gekreuzten Nicols Zeit zur Dunkeladaption gönnen.

Man mache sich bei der Untersuchung biologischer Objekte in polarisiertem Licht einen bestimmten Gang der Prüfung zur Regel, der durch folgende Stichworte gekennzeichnet sei: 1. Prüfung auf Doppelbrechung überhaupt, wobei das Objekt in die verschiedensten Lagen zu bringen, bezw. in verschiedenen Schnittrichtungen unter Drehen des Tisches zwischen gekreuzten Nicols zu beobachten ist. 2. Bestimmung der Schwingungsrichtungen; 3. Unterscheidung der beiden Schwingungsrichtungen nach der Größe der optischen Elastizität, d. h. Bestimmung des verhältnismäßigen Charakters der Doppelbrechung, bezw. der Lage der Elastizitätsellipse; 4. Aufsuchen des Achsenbildes und Prüfung seines optischen Charakters. Man achte auch auf Änderung der Lichtbrechung und Pleochroismus bei Betrachtung über dem Polarisator allein.

Es empfiehlt sich sehr, die so gewonnenen Resultate in einer Umrißskizze des Objektes formelhaft einzutragen und zwar die Schwingungsrichtungen durch ein Kreuzchen (wobei die Richtungen $\mathfrak{a}$ und $\mathfrak{c}$ durch unterschiedliche Länge der Kreuzbalken auseinandergehalten werden können) oder durch die Elastizitätsellipse. Falls eine Schwingungsrichtung zugleich die optische Achse kennzeichnet, also bei einachsigen Objekten, wird sie durch stärkeres Ausziehen markiert und in einer Schnittrichtung senkrecht zur optischen Achse als Punkt eingezeichnet (vgl. Abb. 5, S. 25). Bei optisch zweiachsigen Gebilden trägt man die Lage der Achsenebene auf den betreffenden Durchschnitten ein, wofür man sich eines Striches bedient, dessen Enden Hyperbelscheitel tragen:)—(; die an dem Mittelpunkt des Striches beigefügte Bezeichnung I M oder II M gibt an, ob das Achsenbild in Richtung der I. oder II. Mittellinie beobachtet wurde.

Zeichnerische (gegebenenfalls farbige) Wiedergabe von Objekten in polarisiertem Licht (auch wenn man von streng richtiger Darstellung der Interferenzfarben absieht) ist unstreitig schwieriger als das Zeichnen nach Hellfeldbildern. Denn neben äußeren und inneren Umrißlinien eines Objektes spielt in polarisiertem Licht die Helligkeitsverteilung eine sehr wesentliche Rolle für den allgemeinen Charakter des Bildes. Anwendung des Zeichenapparates nach Abbe oder des Leitzschen Zeichenokulars — die beide nur mit Tubusanalysator gebraucht werden können — bringt aber auch hier Erleichterung.

Vorzügliches leistet dagegen die mikrophotographische Aufnahme in polarisiertem Licht, wobei aber ein anastigmatischer Tubusanalysator zu verwenden ist (s. S. 21).[1] Die Hauptschwierigkeit dabei, das Einhalten der richtigen Belichtungsdauer, die nach dem Objekt, der angewandten Optik, Lichtquelle und Plattensorte sehr verschieden und auch anders als bei Hellfeldaufnahmen unter sonst gleichen Bedingungen ist, läßt sich nur durch längere praktische Erfahrung meistern. Auch Aufnahmen in Farbenphotographie sind möglich.

Mikroskopische Präparate lassen sich wie in gewöhnlichem Licht so auch in polarisiertem durch Mikroprojektion einem größeren Kreise vorführen.[2] Fehlt die dazu nötige Einrichtung, so muß man sich mit der Projektion von Diapositiven begnügen, die nach Mikroaufnahmen in polarisiertem Licht hergestellt sind. Farbige Diapositive nach dem Uva-Chrom-Verfahren geben die Interferenzfarben in polarisiertem Licht recht hübsch wieder.

---

1) Der Aufsatznicol ist nur bei großen Balglängen praktisch frei von Astigmatismus. 2) Besonders hingewiesen sei auf die neue Mikroprojektionseinrichtung mit lichtstarkem Spezialkollimator von E. Leitz-Wetzlar, die sich sehr gut für die Projektion in polarisiertem Licht mit jedem vorhandenen biologischen Mikroskop eignet.

ZWEITER TEIL

DIE SKELETTBILDUNGEN DES TIERKÖRPERS IN POLARISIERTEM LICHTE

Ein besonders ausgedehntes und ergiebiges Gebiet für die Anwendung des Polarisationsmikroskops stellen die Skelettbildungen des Tierkörpers dar. Wir verstehen darunter alle inner- oder außerhalb der Zellen gelegenen Gebilde, die dem Körper oder seinen Teilen Zusammenhalt und Festigkeit, Stütze und Ansatzpunkte für die Weichteile und damit oft — insbesondere als Außenskelett — auch Schutz verleihen, wie immer ihr histologischer Wert sein mag. Bei ihrer Betrachtung scheiden wir zunächst die Einzelligen von den Vielzelligen und bedienen uns für eine Unterteilung des reichen Stoffes bei den letzten großenteils optischer Merkmale (s. Inhaltsübersicht S. IX f); die so geschaffene Gliederung deckt sich aber in vieler Hinsicht mit vergleichend histologischen oder systematischen Kategorien.

SCHALEN UND SKELETTE DER PROTOZOEN

Bei den Einzelligen finden sich sowohl Außen- als Innenskelette aus Substanzen, die vom Plasma chemisch verschieden sind und ihre Entstehung einem Sekretionsprozeß, sei es auf der Oberfläche, sei es im Innern des Zelleibes, verdanken. Wohl stets enthalten sie organische Substanz; doch tritt diese in manchen Fällen z. B. bei den kalkigen Schalen der Foraminiferen und den kieseligen der Radiolarien gegenüber mineralischen Einlagerungen ganz in den Hintergrund. Beiderlei Anteile können Erscheinungen der Doppelbrechung zeigen.

ABSCHNITT I

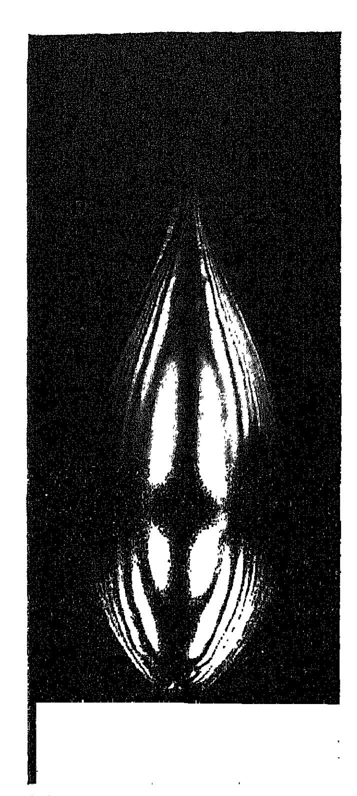
DIE FORAMINIFERENSCHALEN[1])

Die Schalen der Foraminiferen bestehen entweder aus einer einzigen Kammer (bei den Monothalamen) oder aus einer kleineren oder

1) L. Rhumbler: Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition, Erster Teil: Die allgemeinen Organisationsverhältnisse der Foraminiferen, Ergebn. d. Plankton-Expedition Bd. III L c, 1909—1911.

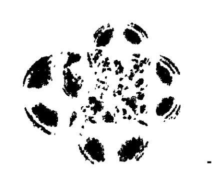
größeren Anzahl von solchen, die nacheinander gebildet werden und untereinander zusammenhängen (bei den Polythalamen). Im letzten Falle halten die Kammern eine bestimmte (z. B. geradlinige oder spiralige) Anordnung ein und nehmen mit der Reihenfolge ihres Entstehens ständig an Größe zu. Der vom Gehäuse umschlossene Weichkörper tritt nur an einer größeren (bei den Polythalamen in der Endkammer befindlichen) Öffnung oder zugleich in feinen Plasmafäden (Pseudopodien) durch zahlreiche Wandporen nach außen; darnach unterscheidet man Imperforaten und Perforaten.

Untersucht man Foraminiferengehäuse — in Balsam eingebettet — zwischen gekreuzten Nicols, so bieten sie häufig (s. u.) die folgenden zuerst von Ehrenberg (1854) gesehenen Erscheinungen dar.



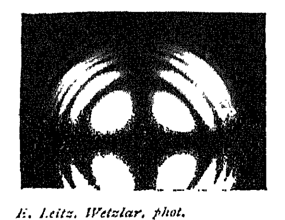
E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 22. Schale einer einkammerigen Foraminifere (Lagena); Einstellung auf den optischen Durchschnitt der Schale. Vergr. 150 : 1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 23. Schale einer vielkammerigen Foraminifere (Globigerina) Vergr. 300:1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 24. Schalenbruchstück einer Foraminifere (Orbulina). Vergr. 150 : 1.

Einkammerige Kalkschalen (Abb. 22) zeigen ein den Schwingungsrichtungen der Nicols entsprechendes dunkles Kreuz, das von konzentrischen Interferenzringen durchsetzt wird, vielkammerige das gleiche Phänomen aber in jeder Kammer wiederholt (Abb. 23, 25). Beim Drehen des Präparates um 360° bleibt dieses Bild bei kugeligen Monothalamen und Einzelkammern unverändert; Abweichungen von der Kugelform erzeugen Verzerrungen des Kreuzes und der Interferenzringe, die von der Schalengestalt abhängig sind (Abb. 22). Die geschilderte Erscheinung ist am deutlichsten bei Einstellung des Objek-

tivs auf den Mittelpunkt der Einzelschale oder Kammer. Sie kommt auch größeren, kalottenartigen Schalenbruchstücken zu (Abb. 24); kehren diese ihre Aushöhlung nach oben, dann muß etwas höher als das Objekt eingestellt werden, bei umgekehrter Lage dagegen etwas zu tief, in beiden Fällen also auf den ideellen Mittelpunkt der Kugel, welcher das Bruchstück angehörte.

Ein dunkles Kreuz bei orthoskopischer Betrachtung ist aber gemäß früheren Auseinandersetzungen (s. S. 47 f) für Sphärokristalle und ähnliche kugelige Aggregate doppelbrechender Elementarteile charakteristisch. Der Umstand, daß neben dem Kreuz Interferenzringe auftreten und die ganze Erscheinung bei Einstellung auf den Kugelmittelpunkt am deutlichsten ist (vgl. S. 50), weist daraufhin, daß es sich hier um tangentiale Abschnitte von Sphärokristallen handelt und gestattet, die ganze Erscheinung als Bertrandsches Kreuz anzusprechen.

Der optische Charakter des Sphäritenkreuzes ist negativ; denn bei eingeschalteter Gipsplatte bieten sich die positiven Quadranten in sinkenden, die negativen in steigenden Farben dar, während das dunkle Kreuz durch ein rotes ersetzt wird. [1])

Daß in der Tat die Kammern der Foraminiferen hinsichtlich der Anordnung ihrer kalkigen Elementarteile hohlen Sphärokristallen vergleichbar sind, und daß das Bertrandsche Kreuz in diesem Sinne seine Deutung finden muß, ergibt sich aus folgender Erwägung.

Die Schalen der Foraminiferen bestehen aus organischer Substanz (dem „Pseudochitin" einem Albuminoid), in die kohlensaurer Kalk eingelagert ist. Die erste hat mit den Erscheinungen der Doppelbrechung nichts zu schaffen; denn entkalkte Schalen oder solche, die nur aus Pseudochitin bestehen, bleiben zwischen gekreuzten Nicols dunkel; daher muß der Kalk die Ursache der Anisotropie sein.

In der Natur erscheint kohlensaurer Kalk vor allem in zwei kristallinischen Formen als Kalkspat (= Calcit), dem hexagonalen (rhomboedrischen) System angehörig, also einachsig, und als Aragonit, dem rhombischen zugehörig, also zweiachsig, beide von optisch negativem Charakter. Diese beiden Modifikationen des kohlensauren Kalkes unterscheiden sich u. a. auch durch spezifisches Gewicht (Calcit 2,7, Aragonit 2,9) und die sog. Meigen-

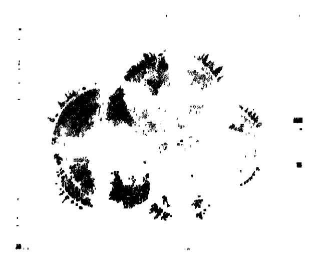
1) Vgl. aber Anmerkung 1, S. 70.

schen Reaktionen. Kocht man nämlich gepulverten Calcit kurze Zeit (etwa eine halbe Minute) mit konzentrierter Lösung von Kobaltnitrat, so wird er rosa, Aragonit unter gleichen Umständen aber violett. Oder — was meiner Erfahrung nach deutlichere Resultate gibt — überschichtet man gepulverten Kalkspat (in der Kälte) mit konzentrierter Lösung von Mohrschem Salz, so fällt ein gelblicher Niederschlag aus, bei Aragonit dagegen ein tief grüner. Nach solchen Gesichtspunkten geprüft, erweist sich der Kalk in den Foraminiferenschalen als Kalkspat, und wir haben also jede Veranlassung, die Doppelbrechung der Foraminiferenschalen auf den kristallinischen Zustand (die Calcitnatur) des in ihnen enthaltenen kohlensauren Kalks zurückzuführen. [1])

Die Anwesenheit des Bertrandschen Kreuzes nötigt uns demnach zum Schluſz, daſz kristallinische Kalkteilchen, die einzeln nicht wahrgenommen werden können, in den Schalen (bezw. Kammern) der Foraminiferen wie in einem Sphärokristall angeordnet sind. Da nun weiterhin der dunkle Mittelpunkt des Bertrandschen Kreuzes bei Drehung des Objekttisches um 360° stets erhalten bleibt und beim Wälzen einer kugeligen Schale oder Kammer jeweils dem Punkte der Schale zukommt, der die höchste Wölbung einnimmt, so muſz in seinem Bereich die optische Achse der kalkigen Bausteine mit der Mikroskopachse zusammenfallen, also in bezug auf die Schale (bezw. Kammer) im ganzen radial oder, allgemeiner ausgedrückt, senkrecht zur Schalenfläche stehen. Das läſzt sich auch so erweisen, daſz kleine Stücke der Schale in Flächenansicht konoskopisch untersucht, das Bild eines negativ einachsigen Kristalls zeigen, das als Gesamtwirkung einer Anzahl fast parallel zueinander und der Mikroskopachse gestellter kristallinischer Elementarteile gelten muſz. [2])

1) Bütschli hat umfassende Untersuchungen über die Calcit- oder Aragonitnatur tierischer Kalkgebilde vorgenommen und sie zusammen mit den in der Literatur bereits gegebenen Mitteilungen hierüber in einer umfangreichen Arbeit niedergelegt, auf die hier auch im Hinblick auf später vorkommende einschlägige Fälle verwiesen sei: „Untersuchungen über organische Kalkgebilde nebst Bemerkungen über organische Kieselgebilde, insbesondere über das spezifische Gewicht in Beziehung zu der Struktur, die chemische Zusammensetzung und Anderes." Abhdl. Ges. Wiss., Göttingen, Math.-Physik. Kl. N. F. Bd. 6, 1908. 2) Auch A. Kelly, Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen im Tierreich, Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 35 (1901) S. 429, hat diese Feststellung in konvergentem Licht gemacht.

Während aber bei einem Sphärokristall die Ursache der Kugelgestalt ein nach allen Seiten ungehemmtes Wachstum (radial um einen Punkt herum sich ansetzender nadelförmiger Elemente) ist, beruht die Form der Einzelschalen bezw. Kammern bei den Foraminiferen auf der Gestalt der Plasmamassen, auf denen sie ausgeschieden wurden. Rhumbler hat diese Verhältnisse (den Aufbau neuer Kammern) in geistvoller Weise analysiert, worauf hier, weil zu weit abliegend, nur insofern eingegangen werden soll, als der genannte Forscher sich die Ordnung der in der Wandschicht des Plasmas zur Abscheidung kommenden Calcitkriställchen als eine Folge „orientierter Absorption" im Sinne O. Lehmanns denkt, also als eine Beeinflussung der Kristallorientierung durch einen anlagernden Fremdkörper, nämlich das Plasma. Ist aber einmal Calcit zu orientierter Ablagerung gekommen, so bleibt diese Orientierung auch für den weiter abgeschiedenen Kalkspat rein physikalisch maßgebend, indem die vorhandenen Kristalle auf die neu ausgeschiedenen durch die vektoriellen Kräfte richtend wirken. Derart findet auch am einfachsten die Tatsache ihre Erklärung, daß der Schale nachträglich außen aufgesetzte Schwebestacheln die gleiche optische Orientierung wie die Schalenteile besitzen, denen sie entspringen, also zugleich mit ihnen auslöschen (Abb. 25).



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 25. Schale einer vielkammerigen (planktonischen) Foraminifere (Globigerina bulloides) mit Schwebestacheln. Vergr. 100 : 1.

Eingangs wurde angedeutet, daß die beschriebenen Erscheinungen in polarisiertem Licht nicht allen Foraminiferen gleichmäßig zukommen. Dünne und durchscheinende — also gewöhnlich kleinere — Schalen eignen sich am besten; die Interferenzringe erscheinen nur an sehr zarten Schalen in lebhaften Farben. Aber abgesehen hiervon bestehen nach Rhumbler auch gemäß der systematischen Stellung bezw. der Art der Schalenbeschaffenheit große Unterschiede hinsichtlich der Deutlichkeit der Bertrandschen Kreuze. In Fremdkörperschalen (s. S. 78) ist der diese verkittende Kalkspat ohne besondere Ausrichtung der Schalenwand eingelagert; solche Schalen erscheinen einfach hell in polarisiertem Licht. Mit dem Zurücktreten der Fremdkörper und der Zunahme der verkalkten Kittmasse beginnt das Polarisationskreuz sichtbar zu werden. Bei den Imperforaten-Kalkschalen (z. B. Milioliniden) ist die Erscheinung oft wenig deutlich; den durchsichtigen Perforaten-Schalen dagegen fehlt das Kreuz nie.

Awerinzew[1]) hatte bei *Orbitolites* beobachtet, daſz die radiärgerichteten Wände der Schale ein entgegengesetztes Verhalten gegenüber dem polarisierten Licht aufwiesen wie die konzentrischen und Horizontalwände. Rhumbler konnte an teilweise entkalkten Schalen dieser Form durch eine feine Strichelung, die den herausgelösten Calcitkriställchen entsprach, zeigen, daſz die Kriställchen hier wirklich eine der optischen Reaktion entsprechende Lagerung einnehmen und so den optischen und morphologischen Befund unmittelbar zueinander in Beziehung setzen.

ANHANG

BEMERKUNGEN ÜBER COCCOLITHEN

Hier mögen auch ein paar Bemerkungen über das optische Verhalten der als Coccolithen bekannten winzigen Kalkplättchen folgen, aus denen die Schalen gewisser chromatophorenführender mariner Flagellaten, der Coccolithophoriden, bestehen, die zu gewissen Zeiten und in bestimmten Meeresgebieten in so ungeheurer Menge auftreten, daſz sie sich in erheblichem Maſze an der Bildung der Meeressedimente beteiligen und auch von früheren geologischen Epochen her am Aufbau mancher Kalkformationen mitwirken.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr. H. Lohmann in Hamburg, dem ich auch hier bestens danke, konnte ich solche Coccolithen aus einer Probe „feinen Globigerinenschlammes" (Nordatlantischer Ozean 20° 6′ 54″ w. Lg. und 43° 33′ 18″ n. Br., Tiefe 2140 engl. Faden) untersuchen. Und zwar fanden sich dort die Coccolithen von *Pontosphaera huxleyi*, elliptische Scheiben mit verdicktem Rand, ferner die aus zwei, durch ein kurzes röhrenförmiges Mittelstück verbundenen konzentrischen Kalotten bestehenden und in der Achse des Mittelstückes durchbohrten Coccolithen von *Coccolithophora leptopora* und schlieſzlich die Coccolithen von *Rhabdosphaera claviger*, bei denen die der Schalenmembran aufsitzende Kalotte das langausgezogene und keulenförmig verdickte Röhrenstück trägt, während die distale Kalkscheibe fehlt. Die beiden erstgenannten scheiben- oder kalottenähnlichen Coccolithen zeigen zwischen gekreuzten Nicols negative Sphäritenkreuze in Flächenansicht, was auf ihren Aufbau aus radial (in der Fläche bezw. in der Kugelschale) gelegenen Mikrokristallen hinweist. Etwas verwickelter sind die Erscheinungen bei den

1) Über die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74 (1903) S. 478. — *Orbitolites* und ähnlich *Peneroplis* zeigen in Flächenansicht (Schliffe) ein positives Sphäritenkreuz; die Kalkspatkriställchen liegen also hier tangential in der Wand der einzelnen Kämmerchen.

Coccolithen von *Rhabdosphaera*, wenn sie mit der Röhre horizontal dem Objektträger aufliegen; steht das Röhrenstück diagonal, so erscheint es bei + 45° unter der Einwirkung der Gipsplatte in steigender Farbe, während die ansitzende, gewölbte Scheibe, in Kantenansicht sichtbar, sich wie ein entsprechender Ausschnitt einer Kugelschale verhält, die im ganzen ein negatives Kreuz darböte. Daraus mufz geschlossen werden, dafz die Röhren nicht etwa (wie die Schwebestacheln der Foraminiferenschalen) durch ein lokales radiales Auswachsen der kristallinischen Elementarteile in der Scheibe zustande gekommen sind, sondern dafz winzige Kalkkriställchen radial zur Achse der Röhre geordnet sind, was am einfachsten verständlich wird unter der Annahme, dafz das Lumen der Röhre ehemals von Plasma erfüllt war. E. Stromer[1]) empfiehlt die Anwendung des polarisierten Lichtes für das Aufsuchen von Coccolithen. In der Tat machen sie sich in Balsampräparaten, in denen sie sehr blafz umrandet erscheinen, zwischen gekreuzten Nicols durch die Späritenkreuze viel auffälliger bemerkbar als im gewöhnlichen Licht.

ABSCHNITT II

DIE SKELETTE DER ACANTHARIER.

Die Skelette und Schalen der Radiolarien, die an fast unerschöpflichem Reichtum zierlichster Gestalten die Foraminiferen weit übertreffen, bestehen in der überwiegenden Mehrzahl — mit Rücksicht auf unser Untersuchungsverfahren möchte man fast sagen leider! — aus amorpher Kieselsäure und bleiben daher zwischen gekreuzten Nicols dunkel. Formen mit sehr fein skulpturierter Oberfläche können unter geeigneten Umständen Stäbchendoppelbrechung zeigen. Da wenigstens bei tripyleen Radiolarien nachgewiesen ist, dafz diese Schalen zunächst weich sind (A. Borgert, V. Haecker, W. I. Schmidt), so ist es höchst wahrscheinlich, dafz die Kieselsäure als Gel abgeschieden wird und allmählich erhärtet.

Lassen wir die auch hier vertretenen Fremdkörperschalen aufzer Acht (s. S. 78), so macht eine ziemlich umfangreiche Radiolariengruppe, die Acantharier, eine sehr bemerkenswerte Ausnahme. Wie Bütschli[2]) in gründlicher Untersuchung für einzelne Formen (insbesondere *Podactinelius*) festgestellt und für weitere andere

1) Palaeozoologisches Praktikum, Berlin 1920. 2) Chemische Untersuchung der Skelettsubstanz von Podactinelius und der Acantharier überhaupt, Deutsche Südpolarexp. Bd. IX Zool. I. (1907), S. 237, vgl. auch Über die chemische Natur der Skelettsubstanz der Acantharier Zool. Anz. Bd. 30, (1906) S. 784.

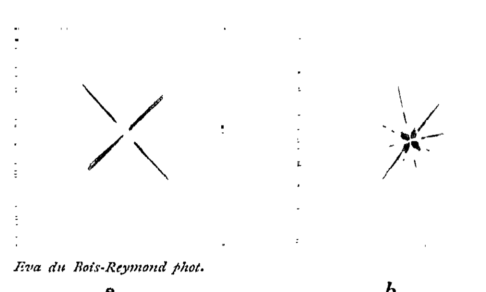
Popofsky[1]) bestätigt hat, besteht die Skelettmasse hier zum größten Teil aus Strontiumsulfat. Diese Tatsache verdient Hervorhebung, einmal, weil Strontiumsulfat im Meerwasser nur in Spuren vorhanden ist, andererseits, weil dieses Element außer bei Radiolarien nirgendwo mehr in der gesamten Tierreihe nachgewiesen ist. Für uns ist die Skelettmasse von besonderem Interesse, weil sie von kristallinischer Beschaffenheit ist.

Sieht man von einigen absonderlichen Familien ab, so besteht das Acantharierskelett grundsätzlich aus 20 Nadeln, die radiär vom Mittelpunkt des Tieres ausstrahlen und in bestimmter Weise, nach dem Müllerschen Gesetz, geordnet sind. Vergleicht man nämlich den Körper des Tieres mit der Erdkugel, so treten 4 dieser Stacheln in gleichmäßigen Abständen von 90° im Aequatorialkreis aus, je 4 weitere, ebenso unter 90° zu einander, aber um 45° gegen die ersten gedreht, in den beiden Wendekreisen und wiederum je 4 Stacheln in jedem Polarkreis, die hinsichtlich des Längengrades wieder mit denen des Äquators übereinstimmen. Der Querschnitt dieser Stacheln, die im Mittelpunkt sekundär miteinander verkittet sein können und normalerweise vom Protoplasma umhüllt sind, ist rund, elliptisch, vierkantig bis vierflügelig. In gewissen Familien erfährt nun dieses Skelett dadurch eine weitere Ausgestaltung, daß die Stacheln in gleichmäßigem Abstand vom Mittelpunkt in einer zu ihrer Achse senkrechten Ebene sich verzweigen, und so Gitterplatten entstehen, die mit ihrer Fläche tangential gestellt sind und durch den gegenseitigen Zusammenschluß von benachbarten Stacheln her zur Bildung einer Gitterkugel führen können.[2])

Wie Awerinzew[3]) und Bütschli[4]) feststellten, ist die Masse der Acanthariernadeln ziemlich stark doppelbrechend (Abb. 26 und 27). Zwischen gekreuzten Nicols wird jede Nadel beim Drehen des Objekttisches um 360° vier mal im ganzen und vollkommen gleichmäßig dunkel und zwar, wenn ihre Länge mit einer Schwingungsebene der Nicols zusammenfällt, maximal hell dagegen in den vier Diagonalstellungen. Beobachtet man ihr Verhalten bei eingeschalteter Gipsplatte Rot I. O., so erscheint sie unter + 45° in steigenden Farben (Blau II. O.), unter — 45° in sinkenden Farben (Gelb I. O.).

1) Die Radiolarien der Antarktis, Dtsch. Südpolarexp. Bd. X, Zool. II. Bd. (1908), Heft 3, S. 183. 2) Die Stäbe dieser Gitterplatten durchkreuzen sich rechtwinklig; an weiter ausgebildeten Platten aber können die Gittermaschen rundliche Form annehmen. Der Verlauf der Gitterstäbe geht bei Stacheln von kreuzförmigem Querschnitt den Kreuzbalken parallel. 3) Über die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74 (1903), S. 478. 4) Über die chemische Natur der Skelettsubstanz der Acantharier, Zool. Anz. Bd. 30 (1906), S. 784.

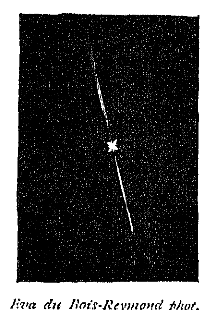
Sie verhält sich also positiv in bezug auf die Länge der Nadel. Infolge ihrer regelmäßigen Anordnung (s. o.), sieht man die Nadeln in bestimmten Gruppen gleichmäßig auslöschen, und so entstehen sehr verschiedenartige Bilder, je nach der Lage, die das Gesamtskelett zu den Schwingungsrichtungen der Nicols einnimmt (vgl. Abb. 26 a u. b). Bei Formen, in deren Mitte die Stacheln mit konischkantigen Enden zusammenstoßen, läßt sich dadurch, daß einzelne Stacheln auf Auslöschung gestellt werden, die Art der Zusammenfügung gut überblicken. Unter der Wirkung einer Gipsplatte erinnert das Aussehen von Formen mit außergewöhnlich zahlreichen radial gestellten Nadeln (wie bei *Podactinelius)* an einen positiven Sphärokristall.



Eva du Bois-Reymond phot.

a b

Abb. 26. Skelett eines Radiolars (Acanthometride) aus kristallinischem Strontiumsulfat in zwei verschiedenen Stellungen zu den Schwingungsrichtungen der Nicols. Vergr. 30 : 1.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 27. Acanthometride (Amphilonche) mit einer mächtig entwickelten Hauptnadel. Vergr. 30 : 1.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß jeder Stachel des Acantharierskeletts sich optisch wie ein Kristallindividuum verhält. Das gilt nicht nur für die einfachen Nadeln, sondern, wie ich mich bei Belonaspiden überzeugte, auch für diejenigen, die Gitterplatten zur Ausbildung bringen. Die Gitterplatte löscht zugleich mit der Nadel aus, deren Verzweigung sie darstellt. Also auch von diesen reicher geformten Skelettstücken erweist sich jedes als optisch einheitlich, wobei auch hier stets der Charakter der Doppelbrechung verhältnismäßig positiv in bezug auf die Längsrichtung der Nadel ist. In der Fläche der Gitterplatten liegen die Schwingungsrichtungen parallel den rechtwinklig gekreuzten Gitterstäben. Da nun bei Formen mit kreuzförmigem Stachelquerschnitt die Gitterstäbe den Kreuzarmen parallel stehen, so muß auch der Stachelquerschnitt gesetzmäßig zu den Schwingungsrichtungen orientiert sein, was ich allerdings mangels geeigneter Präparate nicht unmittelbar prüfen konnte. Es besteht also allem Anschein nach eine festgelegte Beziehung zwi-

schen der morphologischen Gestaltung eines Acantharierskelettstückes und der optischen Vektorialität seines Materials, des Strontiumsulfats. Derartige Zusammhänge werden uns noch öfter bei kristallinischen Bildungen im Tierkörper begegnen; sie sind für die Biokristalle charakteristisch (vgl. S. 79).

Leider ist es nicht möglich, diese Beziehung zwischen Form und optischer Vektorialität bei den Acantharierskelettstücken schärfer zu fassen. Strontiumsulfat kristallisiert im rhombischen System als sog. Cölestin [1]), ist also zweiachsig. Die Beobachtung des Achsenbildes an Acanthariernadeln würde also über die Lage der ersten Mittellinie und der Achsenebene Aufschlufz geben und eine genauere Orientierung eines Stachels im Modell des Cölestins erlauben, was auf Grund der bisherigen Beobachtungen noch nicht angeht. Doch gelang es mir niemals, ein Achsenbild zu sehen. Allerdings ist auch zu bemerken, dafz bei erfolgreicher konoskopischer Prüfung die Unterscheidung der ersten und zweiten Mittellinie nicht ganz leicht sein würde, da sich die optischen Achsen im Cölestin ungefähr unter rechtem Winkel (Achsenwinkel in Luft = 87 ° 45 ') schneiden.

Hält man sich an die einfachen nadelartigen Skelettelemente, so möchte es zunächst nicht ausgeschlossen erscheinen, dafz jedes von ihnen ein nadelartiges Cölestinindividuum darstellt, das im Plasma auskristallisierte. Auch erinnern manche Gitterplatten (mit rechtwinklig sich überkreuzenden Stäben) nicht wenig an die (z. B. bei Schneekristallen) bekannten Kristallskelette, und ebenfalls die elliptische oder vierflügelige Querschnittsform der Stacheln liefze sich gemäfz dem optischen Verhalten (s. o.) mit ihrer kristallinischen Beschaffenheit in Zusammenhang bringen. Auch könnte man die Beobachtung von Popofsky, dafz bei manchen Acanthariern (*Acanthonia*, Astrocapsiden) mit vierflügeligem Stachelquerschnitt zwei gegenüberliegende Flügel sich früher in Schwefelsäure lösen als die beiden anderen, wohl am einfachsten mit Unterschieden der Löslichkeit in den verschiedenen kristallographischen Richtungen erklären; daraus würde ebenso folgen, dafz der Stachelquerschnitt zur Kristallgestalt bestimmt orientiert ist. Bei einem (wahrscheinlich durch Salzsäure-Alkohol) korrodierten Skelett hatte sich die Auflösung der Stachelsubstanz stellenweise in scharf begrenzten Bezirken vollzogen, die stark an Ätzfiguren erinnerten, etwas gestreckten Sechsecken, die mit ihrem längsten Durchmesser quer zur Stachelachse gestellt waren. [2])

1) Mit gut ausgebildeten Flächen versehene Cölestinkristalle sind im Plasma verschiedener Radiolarien beobachtet worden. 2) Auch E. Haeckel hat wie früher so auch in einer seiner letzten Schriften (Kristallseelen, Studien über das anorgani-

Immerhin aber bleibt daneben die Annahme einer modellierenden Tätigkeit des Plasmas zur Erklärung der komplizierteren Schalenformen unentbehrlich. Diese könnte zweierlei Art sein. Entweder fällt das Strontiumsulfat aus seiner Lösung im Plasma als Cölestinkristall aus, entwickelt aber keine Kristallflächen, weil das Plasma seinen Zuwachs bestimmt, indem es hier Material zum Wachstum zuführt, dort aber nicht. Oder aber das Skelettstück wird vom Plasma als organische, weiche, kolloidale Bildung vormodelliert und nachträglich durch orientierte Einlagerung von Strontiumsulfat gefestigt. Alsdann müßte die Beziehung zwischen der Gestalt des Skelettstückes und der Vektorialität seines Materials darauf zurückgeführt werden, daß in der kolloidalen Anlage Bedingungen gegeben sind, die den erst ausfallenden Kristallkeim, richten.

Für eine solche Entstehungsweise der Acantharierstacheln spricht zunächst die Analogie mit der Bildung der Kieselskelette bei den Radiolarien, die ebenfalls weichhäutig angelegt werden (s. o.), dann aber das häufige Vorkommen gekrümmter Stacheln bei Acanthariern die sich — wie ich in einigen Fällen prüfen konnte — optisch normal verhalten, bei denen man also annehmen muß, der weichhäutige Stachel habe sich gekrümmt, und dann erst dem auskristallisierenden Strontiumsulfat als „Form" gedient. Schließlich findet sich auch in den Stacheln organische Substanz. Bütschli (a. a. O. S. 240) hält das zwar für unwahrscheinlich; aber bei vorsichtigem Auflösen von Acantharierskeletten (in Salzsäure und Schwefelsäure) konnte ich das Zurückbleiben einer zarten Masse feststellen, welche

sche Leben, Leipzig 1917) die erstaunliche Ähnlichkeit zwischen Acantharierskeletten und Kristallgestalten insbesondere Kristallskeletten betont. So weist er unter anderem auf die zarten, zickzackförmigen Beistacheln der Acanthophracten hin, die aus den Gitterplatten hervorwachsen und — für eine morphologische Betrachtung seltsamer Weise — nicht radial zur Schale sondern stets parallel dem Hauptstachel der betr. Gitterplatte verlaufen. Die Erscheinung wird verständlich aus dem vektoriellen Charakter des Skelettmaterials. Haeckel allerdings möchte sie aus einem „plastischen Distanzgefühl der Pseudopodien", welche die Skeletteile abscheiden, herleiten — und gibt damit die physikalische Erklärung auf. Überhaupt hat er bei all seinen Vergleichen der Acantharierskelette mit Kristallbildungen nur im allgemeinen die ausgeprägte geometrische Regelmäßigkeit im Auge, ohne daß er sich bemüht, sie mit den Kristallgestalten des Strontiumsulfats in Zusammenhang zu bringen. Nur so ist es zu erklären, wenn er das Skelett der Quadrilonchiden einem Kristall des tetragonalen System vergleicht, während doch das Strontiumsulfat im rhombischen System kristallisiert. Daß sich seine Betrachtungsweise von der unserigen grundsätzlich unterscheidet, geht auch vor allem daraus hervor, daß Haeckel die kieseligen, aus amorphem Material bestehenden Radiolarienschalen den Biokristallen zurechnet. In unserem Sinne (vgl. S. 79) ist für einen Biokristall ein Raumgitterfeinbau unerläßlich.

die Form des Stachels wiederholte, die wohl kaum etwas anderes als organische Substanz sein konnte und zwischen gekreuzten Nicols keine Doppelbrechung mehr erkennen ließ. Abgesehen von ähnlichen Beobachtungen älterer Autoren ist hier vor allem eine Feststellung von Popofsky (a. a. O. S. 240) heranzuziehen: bei einigen Stacheln eines Exemplars von *Acanthonia rhipida* schien in einem hohlen Raum zwischen den vier Flügeln eine körnige Plasmamasse eingeschlossen.

Bereits hier sei darauf hingewiesen, daß den in ihrer Form nicht geringe Übereinstimmung aufweisenden Skeletteilen der Kalkschwämme einerseits, der Silicispongien andererseits, ein ähnlicher Gegensatz des Materials zukommt, wie den Acanthariern gegenüber den sonstigen Radiolarien: die kieseligen Schwammspicula bestehen aus amorphem Material (Spicopal), die kalkigen aus kristallinischem (Calcit). Auch hier wird man annehmen müssen, daß das Plasma der Spiculoblasten in beiden Fällen in ähnlicher Weise die typischen Gestalten der Nadeln erzeugt; das Kalksalz aber scheidet sich unter den gegebenen Umständen kristallinisch aus, die Kieselsäure amorph. Der Organismus muß sich also gewissermaßen mit der kristallinischen Beschaffenheit des Kalkes abfinden. So ähnlich dürfte es sich auch bei Kiesel- und Cölestinskeletten der Radiolarien verhalten: unter den gegebenen Bedingungen muß das Strontiumsulfat kristallinisch erscheinen; es konkurrieren nun die Gestaltungskräfte des Plasmas mit den Wachstumseigentümlichkeiten, die aus der Kristallinität des Skelettmaterials folgen; die letzten werden im allgemeinen zurückgedrängt, kommen aber noch in gewissen Eigentümlichkeiten wie im Stachelquerschnitt zur Geltung. Man wird kaum fehlgehen, wenn man die Formbeschränkung und einheitliche Architektur, welche die Acantharierskelette gegenüber denen der kieselschaligen Radiolarien darbieten, mit dem Widerstand in Zusammenhang bringt, den ein kristallinisches Material seiner beliebigen Gestaltung entgegensetzt. [1])

1) W. Woodland (The scleroblastic development of the plate and anchor spicules of Synapta, and of the wheel spicules of the Auricularia larva, in Quat. Journ. of Micr. Science N. S. 51 (1907), p. 483), beschreibt (s. S. 501) ein seltsames Spiculum, das ein Stück in den Körper einer Auricularia (Holothurienlarve) eingedrungen war. Nach der Abbildung (Textfig. 6 a. a. O.) und auch nach den weiteren Einzelheiten im Text, ist dieses „Spiculum" ganz unzweifelhaft eine Acanthometride und zwar eine Amphilonchide. Woodland gibt zwar an, es sei keine Doppelbrechung an ihm zu beobachten gewesen, und schließt daher auf kieselige Natur; doch möchte ich glauben, daß er die Doppelbrechung des Strontiumsulfats, die erheblich geringer ist als die des Kalkspats (Spicula der Auricularia), übersehen hat.

ABSCHNITT III

ANDERE DOPPELBRECHENDE HÜLLBILDUNGEN BEI PROTOZOEN

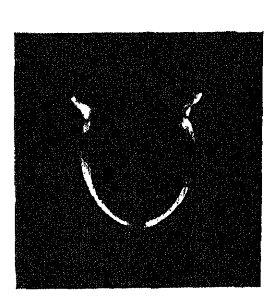
Neben Skelettbildungen, die wie die bisher betrachteten fast rein aus anorganischer Substanz (Kalk, Strontiumsulfat, Kieselsäure) bestehen, finden sich bei manchen Gruppen der Einzelligen Schalen und Hüllen aus organischer Masse, die meist nach Art einer Kutikula auf der Oberfläche des Tieres abgeschieden werden. Bei hierher gehörigen Rhizopoden- und Flagellatenschalen (z. B. *Arcella, Nebela* konnte ich keine Anzeichen von Doppelbrechung in polarisiertem Licht beobachten, obwohl mir wahrscheinlich ist, daſz auch hier Anisotropie besteht, aber wegen ihrer geringen Stärke bezw. der Feinheit der Schalen schwer nachweisbar ist.[1])

Dagegen zeigten Schalen einer Ciliatengruppe, der Tintinniden — ich untersuchte mehrere marine Arten, so *Petalotricha* — übereinstimmend Doppelbrechung. Die durchscheinenden kegel-, amphora- oder kugelförmigen Gehäuse, in denen das frei schwimmende Tier mit kontraktilem Hinterende befestigt ist, ergaben zwischen gekreuzten Nicols und bei Einstellung auf den optischen Durchschnitt im allgemeinen Helligkeit und nur dort, wo der Umriſz mit einer Schwingungsrichtung der Nicols parallel geht, Dunkelheit. So erschienen bei der genannten Form (Abb. 28), wenn ihre Längsachse mit der Schwingungsrichtung eines Nicols übereinfiel, an drei Stellen dunkle Punkte (der vierte würde im Mündungsgebiet der Schale auftreten müssen), die beim Drehen des Objektes immer neue Stellen desselben einnehmen, also sich wie die Arme eines Sphäritenkreuzes verhalten. Bleiben wir bei dem letzten Vergleich, so erweist sich über einer Gipsplatte Rot I. O. der optische Charakter des Kreuzes als negativ.

Manche Süſzwasser- (Testaceen) und Meeresrhizopoden (gewisse Foraminiferen und einige Radiolarien, die Caementelliden) bauen ihre Schalen aus fremdem Material auf, das durch eine geringe Menge organischer Substanz (bei den Foraminiferen auch vom Tier gelieferten Kalk) verklebt wird: Fremdkörperschalen. Das Polarisationsmikroskop vermag nun über die Art der Fremdkörper wertvolle Aufschlüsse zu geben und ist daher schon von verschiedenen

1) Die aus Zellulose bestehenden Panzer der Peridineen (Dinoflagellaten) sind wie die Zellulosewände der Pflanzenzellen überhaupt doppelbrechend — kleine Achse der Elastizitätsellipse senkrecht zur Fläche —. Vgl. F. Schütt Peridineen der Plankton-Expedition, I. Teil, Ergeb. Plankt.-Exp. 1895.

Forschern hierzu benutzt worden.[1]) So bestehen die Schalen der difflugiaartigen Amöben meist aus Sandkörnchen (Quarzteilchen); einzelne Arten aber scheiden selbst Kieselsäure in Gestalt ähnlicher Körnchen aus (sog. „Pseudoquarze" Penards). [2]) Die letzten bleiben wie alle vom Organismus gelieferte Kieselsäure, weil amorph, dunkel zwischen gekreuzten Nicols. Die Sandkörnchen dagegen leuchten farbig auf (Abb. 29). Ähnlich konnte Rhumbler (a. a. O.) bei Foraminiferen-Fremdkörperschalen Kalkkörperchen, Quarzkörnchen und Kieselnadeln unterscheiden: die ersten erscheinen in polarisiertem Licht hell, mehr oder weniger leuchtend, die zweiten in den verschiedensten Farben, die dritten bleiben dunkel (Abb. 30). Caementellidenschalen, die nach bisheriger Annahme [3]) aus-



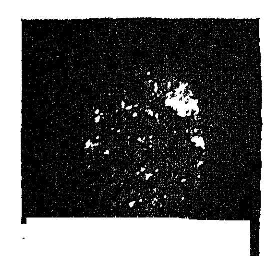
E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 28. Schale einer Tintinnide (Petalotricha). Vergr. 150 : 1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 29. Gehäuse einer beschalten Amöbe (Difflugia). Vergr. 80 : 1.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 30. Einkammerige spiralig aufgewundene Foraminiferenschale mit Fremdkörpern inkrustiert. Vergr. 100 : 1.

schließlich aus kieseligen Fremdkörpern organismischer Herkunft aufgebaut sein sollten, zeigten mir in polarisiertem Licht zwischen solchen auch kleine doppelbrechende Anteile (vermutlich Kalk). Auch bei manchen Tintinnen, die mit Fremdkörpern (anscheinend Coccolithen) bedeckt waren, traten diese zwischen gekreuzten Nicols in großer Schärfe hervor.

1) G. C. Wallich, On the extent and some of the principale causes of structural variation among the difflugian Rhizopods, Ann. and Mag. of nat. Hist. 3. ser., vol. XIII (1864) p. 215—245. — L. Rhumbler, Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden III—V, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61 (1896), S. 38, derselbe: Die Foraminiferen der Plankton-Exped., i. Ergebn. Plankt.-Exp. 1911. — S. Awerinzew: Die Struktur und chemische Zusammensetzung der Gehäuse bei den Süßwasserrhizopoden, Arch. f. Prot. Bd. 8 (1907), S. 95. 2) Ähnliches kommt auch nach Rhumbler bei einzelnen Foraminiferen vor. 3) A. Borgert, Fremdkörperskelette bei tripyleen Radiolarien, Archiv f. Prot., Bd. 23 (1911), S. 125.

INTRAZELLULAR GEFORMTE KALKIGE SKELETTBILDUNGEN BEI WIRBELLOSEN

Skelettbildungen aus kristallinischem Kalk sind bei Wirbellosen überaus weit verbreitet. Sie können entweder innerhalb von Zellen — intrazellular — oder außerhalb derselben — extrazellular — entstehen. Halten wir uns zunächst an die intrazellular gebildeten, die also während ihres Heranwachsens allseitig vom Plasma umgeben sind, so bieten sie bei polarisationsmikroskopischer Untersuchung einen sehr bemerkenswerten Unterschied dar: entweder verhält sich jedes Skelettstück optisch wie ein Einzelkristall oder aber wie ein Kristallaggregat. Im ersten Falle kann man in Anlehnung an einen von E. Haeckel[1]) zuerst gebrauchten, aber erst durch v. Ebner in unserem — noch näher zu bestimmenden — Sinne umschriebenen Begriff von Biokristallen sprechen; bisher sind mit Sicherheit nur solche Biokristalle bekannt geworden, bei denen der Kalk als Calcit vorliegt.

ERSTE GRUPPE

SKELETTBILDUNGEN VOM OPTISCHEN VERHALTEN EINES EINZELKRISTALLS: BIOKRISTALLE

Gemäß dem bereits Gesagten gehören zum Wesen eines Biokristalls die intrazellulare Entstehung und ein optisches Verhalten gleich dem eines Kristallindividuums. Dazu kommen aber noch weitere wesentliche Merkmale. Wahre Kristallflächen fehlen den Biokristallen, vielmehr ist ihre Form das Ergebnis einer gestaltenden Tätigkeit des lebenden Plasmas, wie wir sie auch an nicht kristallinischem Material beobachten können. Aber dennoch besteht eine geheimnisvolle Beziehung zwischen dem kristallinischen Material und der organischen Form: die Lage der optischen Achse zeigt einen geregelten Zusammenhang mit der Gestalt des jeweiligen Skelettstückes.

1) Die Kalkschwämme, Eine Monographie, Berlin 1872. „Biokrystallisation" „eine Combination der krystallisierenden Thätigkeit des kohlensauren Kalkes und der organisierenden Thätigkeit der Sarcodine". „Die Kalk-Spicula der Calcispongien wären demnach als Biokrystalle aufzufassen, als Form-Individuen, welche ein Mittelding zwischen einem anorganischen Krystall und einem organischen Secrete darstellen und deren erste Entstehung auf einem Compromisse zwischen dem Krystallisations-Bestreben des kohlensauren Kalkes und der formativen Thätigkeit der verschmolzenen Zellen des Syncytiums beruht".

Biokristallcharakter kommt vor allem den Skelettstücken der Kalkschwämme und Stachelhäuter, ferner den Scleriten gewisser Korallen (*Briareum* und Verwandten) und den Stacheln der Solenogastren zu. (Die Spicula der Brachiopoden dagegen erfüllen nur zum Teil die Anforderungen, die an Biokristalle zu stellen sind.) Obwohl diese Gebilde bei einer rein morphologischen Betrachtungsweise ganz erhebliche Unterschiede darbieten, so erscheinen sie auf Grund der eben genannten Merkmale aufs innigste verwandt. Jedes derartige Skelettstück, ob groß oder klein, ob von einfacher oder von reichster Formgebung verhält sich wie ein einheitlicher Kalkspatkristall; [1]) man kann es sich, soweit seine optischen Eigenschaften in Frage kommen, aus einem Stück Calcit herausgeschnitten denken, aber keineswegs wahllos; denn immer besteht die genannte Abhängigkeit zwischen der vom Organismus geprägten und seinen Zwecken dienenden Form und der Lage der optischen Achse.

ABSCHNITT I

DIE NADELN DER KALKSCHWÄMME [2])

Die Nadeln — Spicula — der Kalkschwämme, die dem Weichkörper ein stützendes Gerüst liefern, erscheinen innerhalb dieser Tiergruppe nur geringfügig modifiziert in drei Typen als: gerade oder leicht gekrümmte, einseitig oder beidseitig zugespitzte Nadeln, sog. Stabnadeln, ferner Dreistrahler, deren einzelne Strahlen ähnliche Lage einhalten wie die in einer Ecke zusammenstoßenden Kanten einer dreiseitigen Pyramide und schließlich Vierstrahler, bei denen, um im Vergleich zu bleiben, auf der Spitze der Pyramide sich noch ein vierter, Apicalstrahl, erhebt. Der Querschnitt der einzelnen Strahlen ist fast immer kreisförmig.

Die Form der Dreistrahler unterliegt, auch abgesehen von geradem oder gekrümmtem Verlauf der einzelnen Strahlen, insofern mancherlei Wechsel, als die Pyramide bald höher, bald niedriger ist, ja in einzelnen Fällen die drei Strahlen in der gleichen Ebene liegen können. Diese Ebene, allgemeiner die der Grundfläche der Pyramide entsprechende, heißt Facialebene, und ein Dreistrahler, der mit ihr einer Unterlage aufruht, befindet sich in Faciallage. Ein

1) Möglicherweise bestehen die Stacheln der Solenogastren aus Aragonit, vgl. S. 108 f. 2) Die wichtigste Arbeit ist: v. Ebner, Über den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl. Bd. 95 (1887), I. Abt., S. 55. Neuere Zusammenfassung über Bau und Bildung der Schwammspicula; E. A. Minchin, Sponge-Spicules, a summary of present nowledge, Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. II (1910), S. 170.

Dreistrahler ist (morphologisch) r e g u l ä r, wenn seine Strahlen gleich lang und die drei von ihnen eingeschlossenen — nicht in der Facialebene, sondern in den durch je zwei Strahlen bestimmten Ebenen gemessenen — Winkel gleich groſz sind, s a g i t t a l dagegen, wenn sie durch Verlängerung eines Strahles oder nur paarweise Gleichheit der Winkel oder durch Vereinigung solcher Merkmale bilateral symmetrisch erscheinen. Der in die Symmetrieebene fallende unpaare Strahl ist der Basalstrahl, die beiden anderen heiſzen Lateralstrahlen. Die letzten schlieſzen den unpaaren o r a l e n W i n k e l zwischen sich und begrenzen ihrerseits mit dem Basalstrahl die l a t e r a l e n W i n k e l.[1]) Auch bei den Vierstrahlern lassen sich nach diesen Gesichtspunkten gemäſz dem Verhalten der drei „F a c i a l s t r a h l e n" r e g u l ä r e und s a g i t t a l e V i e r s t r a h l e r unterscheiden. Der Apicalstrahl eines Vierstrahlers weist in seiner natürlichen Lage im Schwammkörper stets zum Gastralraum bezw. nach dem Kanalsystem des Schwammes hin (daher auch Gastralstrahl genannt). Die Spitze der dreiseitigen Pyramide, die einem Dreistrahler entspricht, dagegen zeigt nach der Dermalseite.

Bei den einzelnen Schwammarten finden sich nur der eine oder aber zwei oder alle drei Nadeltypen vertreten.[2])

1) Diese Bezeichnungen sind nach der Orientierung der Dreistrahler im Körper primitiver Schwämme gewählt: der Basalstrahl weist zur Basis des Tieres, der orale Winkel öffnet sich gegen das Osculum hin. — Für die Einteilung der Dreistrahler nach ihrem o p t i s c h e n Verhalten (s. u.) ist nur die Beschaffenheit der in der angegebenen Weise gemessenen W i n k e l maßgebend, die Länge der Strahlen von nebensächlicher Bedeutung (vgl. S. 85). 2) In seltsamem Gegensatz zu den Nadeln der Kalkschwämme, deren jede einem Kristallindividuum aus Calcit entspricht, bestehen die Skelettelemente der als Calcispongie gedeuteten *Astrosclera willeyana* (I. I. Lister, Astrosclera willeyana, Willeys Zoological results, S. 459, Cambridge 1902 und A. H u t c h i n s o n , On the mineralogical character of the skeleton of Astosclera, ebendort S. 463 u. 735) aus kugeligen, bezw. durch dichte Lagerung beieinander polyedrisch abgeplatteten, s p h ä r o k r i s t a l l ä h n l i c h e n G e b i l d e n a u s A r a g o n i t, die einen Mittel-Durchmesser von etwa 40 μ besitzen, ausnahmsweise aber auch einen solchen bis 150 μ erreichen können. Wie schon H u t c h i n s o n angegeben hat, und ich an einer Probe von *Astrosclera*, die mir durch Vermittlung von Herrn Dr. W. A r n d t aus dem Berliner Museum zugänglich wurde, bestätigen kann, zeigen die Skelettelemente zwischen gekreuzten Nicols ein dunkles Kreuz und konzentrische Ringe, also die typischen Erscheinungen eines Sphärokristalls und zwar — gemäß dem Verhalten gegenüber einer Glimmer- (H u t c h i n s o n) oder Gipsplatte — von negativem Charakter. H u t c h i n s o n hat das Skelettmaterial auf Grund des spezifischen Gewichtes als Aragonit angesprochen und später diesen Befund mit der M e i g e n schen Kobaltnitratreaktion bestätigt. Ich habe ebenfalls sowohl mit Kobaltnitrat als auch mit M o h r schem Salz einen deutlichen Ausfall dieser Reaktion für Aragonit erhalten. Nach L i s t e r bleiben nach dem Entkalken der Skelettelemente öfter erhebliche Mengen von organischer Substanz zurück. Die Entstehung der Skelettgebilde geht auch bei Astrosclera innerhalb von Zellen vor sich.

Die Masse der Spicula besteht zum allergrößten Teil aus kohlensaurem Kalk; daneben sind durch v. Ebner und Bütschli deutlich nachweisbare Mengen von Magnesium, Natrium und Schwefelsäure festgestellt. Organische Substanz („Spiculin" Haeckels) ist jedenfalls nur in sehr geringer Menge in den Nadeln vorhanden, da es nicht einmal als sicher gelten kann, daß die Reste, die bei manchen Spicula als außen gelegene Scheide und zentraler Achsenfaden nach Säurebehandlung zurückbleiben, nur organische Substanz darstellen.

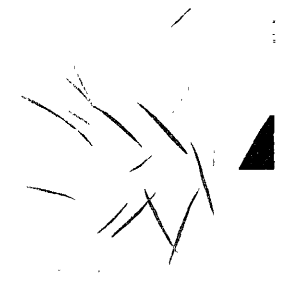
Neben den soeben genannten Scheiden und Achsenfäden ist an Strukturen bei größeren Kalknadeln eine zum Achsenfaden konzentrische nach dem zugeschärften Nadelende auskeilende Schichtung beobachtet, die durch die allmähliche Ablagerung der Kalkmasse bedingt ist. Wie diese durch mäßiges Erwärmen verdeutlicht wird, so tritt auch unter gleichen Umständen ein wabiger Bau der Kalkmasse hervor, dem irgendwelche Inhomogenitäten der Masse bereits in unverändertem Zustand zugrunde liegen dürften (Bütschli).

Die Entwicklung der Nadeln vollzieht sich im Inneren von Zellen (Scleroblasten, Calcoblasten) ektodermaler Herkunft. So entstehen die Stabnadeln (*Leucosolenia*) in einem durch Teilung des ursprünglichen Kernes oder Verschmelzung von zwei Zellen zweikernig gewordenen Scleroblasten, in dessen Plasma zunächst ein heller, anscheinend von Flüssigkeit erfüllter Raum auftritt, in dem es erst nachträglich zur Abscheidung des Kalkes kommt. Die Dreistrahler (*Sycon*) bilden sich in einem aus drei zusammengelagerten Zellen durch Teilung hervorgegangenen Sextett, indem je zwei Zellen (als Actinoblasten) die Anlage eines Strahles in der eben erwähnten Weise erzeugen; die drei so isoliert entstandenen Strahlen verschmelzen nachträglich miteinander (Minchin). Bei Vierstrahlern (*Clathrina*) wird der Apicalstrahl einem jungen Dreistrahler nachträglich aufgesetzt (Maas, Woodland, Minchin). Schon hier sei hervorgehoben, daß Doppelbrechung, also kristallinische Beschaffenheit der Spicula, erst nachgewiesen werden kann, wenn sie eine gewisse Größe erreicht haben (Maas: Asconen), also nicht in ihren frühesten Entwicklungsstadien und insbesondere bei Dreistrahlern erst einige Zeit nach der Vereinigung der drei Strahlen (Minchin: Clathriniden).

Nach diesen zur richtigen Bewertung der optischen Befunde nötigen Vorbemerkungen, betreten wir an Hand der klassischen Untersuchung V. v. Ebner's unser eigentliches Gebiet; denn obwohl bereits Haeckel (1872) Doppelbrechung und kristallinische Beschaffenheit

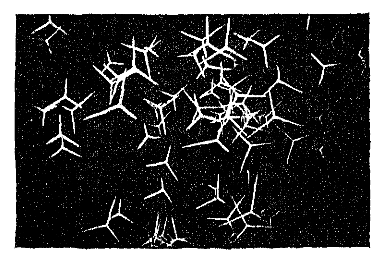
der Kalkspicula festgestellt hatte und S o l l a s (1885) die Calcitnatur außerdem durch Bestimmung der Brechung, des spezifischen Gewichtes, durch Spaltbarkeit und Ätzung erwiesen und das Bestehen von Beziehungen zwischen Gestalt und Lage der optischen Achse erkannt hatte, blieb doch der genannten Darstellung die volle Sicherung und allseitige Klärung vorbehalten.

Man kann die Untersuchung sowohl an orientierten Schnitten durch Schwämme als auch an i s o l i e r t e n N a d e l n vornehmen; wir beschränken uns auf das letzte Verfahren. Hierzu geeignete Präparate erhält man leicht durch kurzes Aufkochen von Schwammstückchen in Kalilauge, mehrfaches Auswaschen des Rückstandes mit Wasser und Eintragen der alsdann getrockneten Spicula in Balsam. Längeres



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 31. Stabnadeln eines Kalkschwammes (Leucandra aspera) Vergr. 8 : 1.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 32. Dreistrahler eines Kalkschwammes (Leuconia solida). Vergr. 8 : 1.

Behandeln insbesondere mit starker Kalilauge ist zu vermeiden, weil die Nadeln davon angegriffen werden unter Bildung eines Doppelsalzes aus Calciumkarbonat und Kaliumkarbonat ($2\,CaCO_3 + 3\,K_2CO_3 + 6\,H_2O$, B ü t s c h l i), das in hexagonalen Täfelchen (gelegentlich erst im Balsampräparat) erscheint (s. Abb. 55, S. 126). Einschluß der Nadeln in Balsam ist erforderlich, um Polarisationserscheinungen durch Reflexion an den Skelettstücken zu vermeiden.

Untersucht man irgend ein Spiculum eines Kalkschwammes in polarisiertem Licht (Abb. 31 und 32), so erscheint es — im allgemeinen — bei einer Drehung des Objekttisches um 360° in vier Stellungen vollkommen dunkel, in vier anderen dazwischen gelegenen aber maximal hell. Bei dünnen Skelettstücken treten im letzten Falle mehr oder weniger hohe Interferenzfarben, bei dickeren fast nur Weiß höherer Ordnung auf, indem einzig am Rande der Kalkstrahlen, nach

ihrer Mitte ansteigend, die verschiedenen Farbenordnungen aufeinander folgen. Demnach halten die Schwingungsrichtungen durch das ganze Spiculum hindurch den gleichen Verlauf ein; es verhält sich also wie ein Kristallindividuum (aus Calcit). Die Möglichkeit, daſz hier eine Parallelverwachsung zahlreicher sehr kleiner Individuen vorliege, welche die gleichen Erscheinungen in polarisiertem Licht zeigen würde, ist durch Ätzversuche ausgeschlossen: die Ätzfiguren erscheinen auf einer Fläche streng parallel gestellt und genügen durchaus den Ansprüchen, die an einen Einzelkristall zu stellen sind.

Berücksichtigen wir zunächst die Dreistrahler und prüfen konoskopisch die Lage der optischen Achse, so ergeben sich nach der Art Spicula sehr einschneidende Unterschiede.

Bei den regulären Dreistrahlern, wie sie den primitiven Schwämmen, z.B. Asconen, zukommen, steht die optische Achse senkrecht zur Facialebene. Ruht also ein solcher gleichschenkliger und gleichwinkliger Dreistrahler mit den Spitzen seiner drei Strahlen dem Objektträger auf, d. h. befindet er sich in Faciallage, so erscheint im Konoskop das typische Interferenzbild eines einachsigen Kristalles, ein dunkles den Schwingungsrichtungen der Nicols entsprechendes Kreuz, das bei dickeren Objekten von Interferenzringen umgeben ist und sich bei der Prüfung über der Gipsplatte als negativ erweist. Der Mittelpunkt des Kreuzes liegt in der Mitte des konoskopischen Sehfeldes, d. h. also die optische Achse fällt mit der des Mikroskops überein und steht demnach senkrecht zur Facialebene. Solche Dreistrahler müssen auch im Orthoskop bei Drehung des Objekttisches gleichmäſzige Helligkeit[1]) behalten. Keiner der drei Strahlen eines solchen regulären Gebildes ist also optisch vor dem anderen bevorzugt. Es ist bemerkenswert, daſz abnorme Ausbildung solcher Dreistrahler (z. B. winkelige Knickung eines oder mehrerer Strahlen, Entwicklung von nur zwei Strahlen, die einen Winkel von 60° statt von 120° einschlieſzen) die geschilderte optische Gesetzmäſzigkeit nicht beeinträchtigt.

Bei sagittalen Dreistrahlern z. B. denen von *Leuconia* und *Leucandra* ist die optische Achse stets gegen die Facialebene geneigt; solche Nadeln zeigen also bei Faciallage in konvergentem Licht ein exzentrisches Achsenkreuz. Bemerkenswerterweise verhalten sich auch scheinbar reguläre Spicula der genannten Arten, bei denen die auf die Facialebene projizierten Winkel der Strahlen untereinander gleich sind, „optisch sagittal". Miſzt man aber die Winkel, die je zwei

1) Vgl. Anm. S. 32.

Strahlen in der einander gemeinsamen Ebene bilden, so ergibt sich, daſz nur zwei Winkel gleich sind; es handelt sich also in Wirklichkeit auch hier um geometrisch sagittale Dreistrahler.

Orthoskopische Untersuchung der sagittalen Dreistrahler in Faciallage (Abb. 32) zeigt, daſz sie gemäſz der Neigung der optischen Achse zur Mikroskopachse bei Drehung des Objekttisches um 360° viermal aufleuchten und auslöschen; und zwar herrscht Dunkelheit, wenn der Basalstrahl einer Schwingungsebene der Nicols parallel geht; d. h. der Basalstrahl kennzeichnet die eine Schwingungsrichtung des sagittalen Dreistrahlers und zwar den Hauptschnitt, der also zugleich den Oralwinkel halbiert. Daſz es der Hauptschnitt ist, der bei einem negativen Kristall die Schwingungsrichtung der schneller sich fortpflanzenden Komponente enthält, ergibt sich daraus, daſz steigende Farben auftreten, wenn der unpaare Basalstrahl der Richtung a im Gips parallel geht (s. auch unter Beobachtungen über den Polarisator allein). [1]

Nach v. Ebner gibt es auch höchst wahrscheinlich Dreistrahler, bei denen der Hauptschnitt durch keinen der drei Strahlen geht „optisch irreguläre". Allerdings darf man sich nicht durch den Umstand täuschen lassen, daſz nicht selten Dreistrahler vorliegen, bei denen kein Strahl mit einer Schwingungsrichtung der Nicols zusammenfällt, wenn Dunkelheit herrscht; müssen sich doch z. B. schon in der Faciallage Abweichungen ergeben, falls die Lateralstrahlen ungleich lang sind. Nur dann, wenn der Dreistrahler in eine Stellung gebracht ist, daſz eine durch den Basalstrahl gelegte, auf dem Objektträger senkrechte Ebene zugleich den wahren [2]) Oralwinkel halbiert, kann entschieden werden, ob der Dreistrahler wirklich optisch sagittal oder irregulär ist.

Nach dem über die Dreistrahler Gesagten läſzt sich das Verhalten der Vierstrahler in polarisiertem Licht leicht beschreiben. Bei regulären Vierstrahlern fällt der Apicalstrahl in die Richtung der optischen Achse; bei sagittalen Vierstrahlern steht die optische Achse schief zur Facialebene, und zwar derart, daſz sich durch Basal- und Apicalstrahl ein gemeinsamer Hauptschnitt legen läſzt, der den Oralwinkel halbiert.

Bei Stabnadeln (s. Abb. 31) bildet die optische Achse stets einen groſzen Winkel mit der Längsachse der

1) Über weitere Unterscheidung der sagittalen Drei- und Vierstrahler in primäre und sekundäre vgl. S. 89. 2) D. h. in der Ebene der Lateralstrahlen gemessenen.

N a d e l; damit ergibt sich also eine optische Analogie zu den Lateral- und Apicalstrahlen, nicht aber, wie man zunächst vielleicht erwarten sollte, zu den Basalstrahlen. Bei gekrümmten Stabnadeln, wie bei *Leuconia aspera*, entspricht die Ebene der Krümmung einem Hauptschnitt, d. h. man nimmt das (exzentrische) Achsenbild dieser Nadeln nur wahr, wenn sie in der Aufsicht gerade erscheinen. Nadeln in dieser Stellung bleiben auch unter allen Azimuten zwischen gekreuzten Nicols gleich hell oder zeigen nur geringen Wechsel der Helligkeit. [1])

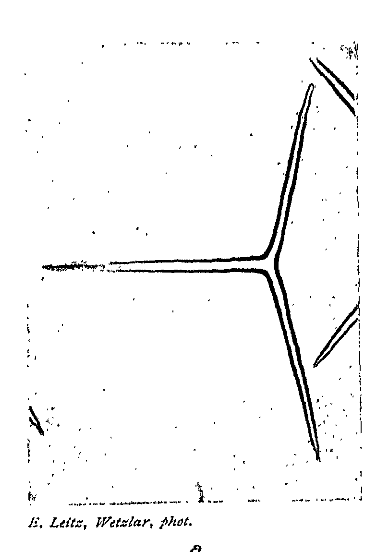
F. E. S c h u l z e und bereits früher H a e c k e l hatten dreizähnige Anker von *Sycandra raphanus* als kolossale Apicalstrahlen sonst rudimentärer Vierstrahler betrachtet; v. E b n e r konnte zeigen, daſz die Neigung der optischen Achse gegen die morphologische bei solchen Ankern mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Apicalstrahlen gut übereinstimmt und somit die genannte m o r p h o l o g i s c h e Deutung der Nadeln auch o p t i s c h gestützt erscheint.

Da bei der starken Doppelbrechung des Kalkspats und der ziemlich groſzen Dicke vieler Spicula Interferenzfarben bei orthoskopischer Betrachtung mit eingelegter Gipsplatte nur am Rande der Skelettelemente erscheinen (mehrere Ordnungen in schmalen Streifen aufeinander folgend), so empfiehlt sich, zur Unterscheidung der beiden Schwingungsrichtungen bezw. zur Feststellung der optischen Achse B e o b a c h t u n g e n ü b e r d e m P o l a r i s a t o r a l l e i n — also im hellen Gesichtsfeld — anzustellen (v. E b n e r).

Längs der optischen Achse ist die Geschwindigkeit und daher auch die B r e c h u n g der beiden polarisierten Komponenten gleich und zwar die letzte in einem negativen Kristall wie Kalkspat am g r ö ſz t e n (vgl. S. 38). Stehen also o p t i s c h e u n d M i k r o s k o p a c h s e p a r a l l e l (wie bei einem r e g u l ä r e n Dreistrahler in Faciallage), so wird ein Spiculum b e i D r e h u n g d e s O b j e k t t i s c h e s um 360 ^{0} k e i n e Ä n d e r u n g i n d e r L i c h t b r e c h u n g darbieten. Das Spiculum erscheint alsdann bei Einbettung in Balsam stets wie ein stärker als seine Umgebung lichtbrechender Körper, d. h. bei hoher Einstellung ist es dunkel umrandet.

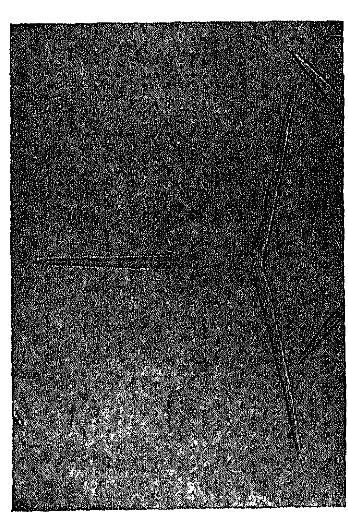
1) Es ist mir ganz unverständlich, wie M a a s (Über den Aufbau des Kalkskeletts der Spongien in normalem und Ca CO_3 freiem Seewasser, in Verh. D. Zool. Ges. 1904, S. 190) zu folgendem Ergebnis kommen konnte: „Die wiederholte Untersuchung im Polarisationsmikroskop, sowohl im parallelen als im konvergenten Lichte, zeigte in keinem Fall, auch nicht bei den gröſsten und leichtest zu handhabenden Nadeln irgendwelche Beziehung der kristallographischen Orientierung zur Achse der Nadel resp. eines Hauptstrahles". (S. 195 a. a. O.). Ich finde vielmehr nach Untersuchung von sagittalen Drei- und Vierstrahlern und von Stabnadeln bei *Leuconia solida*, *Leuconia aspera* und *Grantia ciliata* v. E b n e r s Angaben durchaus bestätigt.

Anders verhält es sich dagegen, wenn die optische und Mikroskopachse einen Winkel mit einander bilden, wie bei einem sagittalen Dreistrahler in Faciallage. Steht der Basalstrahl senkrecht zur Schwingungsrichtung des Polarisators, so wirkt der Dreistrahler stärker lichtbrechend als seine Umgebung, ist (bei hoher Einstellung) dunkel umrandet (Abb. 33a); steht er aber parallel zu dessen Schwingungsrichtung, so erscheint das Objekt matt und hell umrandet (Abb. 33b),



E. Leitz, Wetzlar, phot.

a



E. Leitz, Wetzlar, phot.

b

Abb. 33. Ein sagittaler Dreistrahler eines Kalkschwammes (Leuconia solida) in zwei verschiedenen Stellungen über dem Polarisator allein aufgenommen; *a)* der Basalstrahl senkrecht zu der S[illegible] des Polarisators, die von oben nach unten geht: hohe Lichtbrechu[illegible] *b)* Bas[illegible] der Schwingungsrichtung des Polarisators, die nunmehr von rechts nach links geht: geringe Lichtbrechung (beide Aufnahmen wurden unter denselben Beleuchtungsbedingungen hergestellt, nur mußte bei der letzten länger belichtet werden, um das matt umrandete Objekt deutlich auf der Platte zu erhalten; Vergr. 80 : 1.

verhält sich also wie ein Körper, dessen Lichtbrechung kleiner ist als die von Balsam. Die Erscheinung erklärt sich folgendermaßen: bei gekreuzter Stellung von Basalstrahl und Schwingungsrichtung durchsetzt das vom Polarisator kommende linear polarisierte Licht das Spiculum als ordentliche Welle, die senkrecht zum Hauptschnitt (d. i. zum Basalstrahl) schwingt; bei einem negativen Kristall wie Calcit ist aber der (konstante) Brechungsindex der ordentlichen Welle (im allgemeinen) größer als derjenige der außerordentlichen.[1]) Ent-

1) Der Brechungsindex des ordentlichen Strahles im Kalkspat ist 1.659, der des außerordentlichen Strahles in der Richtung senkrecht zur optischen Achse 1.487, der des Balsams 1.54 — 1.545.

sprechend kennzeichnet geringere Lichtbrechung die Wirksamkeit der außerordentlichen Welle, die im Hauptschnitt schwingt. In den Zwischenstellungen sind außerordentliche und ordentliche Welle zugleich tätig; es erscheint also eine mittlere Lichtbrechung. Der Unterschied der Lichtbrechung in den beiden Stellungen ist umso beträchtlicher, je mehr optische Achse und Mikroskopachse gegeneinander geneigt sind und erreicht das Maximum, wenn sie senkrecht zueinander liegen (vgl. S. 37—39).

Schwach geglühte Nadeln zeigen in auffallendem Licht bläulich weiße, in durchfallendem bräunlich gelbe Farbe, was auf dem Auftreten zahlreicher kleiner Gasbläschen in der Kalkmasse beruht. Steht eine solche Nadel mit ihrem Hauptschnitt parallel der Schwingungsebene im Polarisator, so erscheint sie kaum merklich gefärbt, senkrecht dazu aber ziemlich dunkel gelbbraun (v. Ebner).

Aus dem Vorausgegangenen ergab sich, daß Gestalt und optisches Verhalten der Nadeln in gesetzmäßigem Zusammenhang stehen. Da nun die verschiedenen Arten der Spicula eine bestimmte Lage im Schwammkörper einhalten, so folgt zugleich, daß ähnliche Beziehungen auch für den Schwamm als Ganzes Geltung haben. So liegen z. B. (wenigstens als ursprüngliches Verhalten bei einfacheren Formen) die sagittalen Dreistrahler in den zylindrischen Schwammindividuen so, daß der Basalstrahl, der Zylinderachse parallel, abwärts, die Lateralstrahlen divergierend oralwärts weisen — woher ja auch ihr Name genommen ist. Daher löscht ein solches Schwämmchen ziemlich genau parallel seiner Längsachse aus und der durch die optische Achse und den Basalstrahl bestimmte Hauptschnitt eines Dreistrahlers halbiert zugleich mehr oder minder symmetrisch den ganzen Schwammkörper. Auch bei höheren Schwämmen, deren Kanalsystem verwickelter geworden ist, bleibt eine gesetzmäßige Beziehung zwischen der optischen Symmetrie der Spicula und ihrer Anordnung im Organismus bestehen.

Der Umstand, daß zwischen der Gestalt und dem optischen Verhalten der Kalkschwammnadeln so innige Beziehungen vorhanden sind, könnte zur Annahme verleiten, daß die erste eine modifizierte Kristallform sei, wie etwa in kolloidalen Lösungen kristallisierende Substanzen häufig gekrümmte Flächen zeigen („Kristallomorphen" Woodlands). Eine derartige Auffassung ist aber schon deshalb nicht zulässig, weil das Spiculum aus nicht kristallinischer Substanz in seinen frühesten Bildungszuständen vorgeformt wird und erst nachträglich die Absonderung des Calcits beginnt (s. S. 82), weil ferner beim Aufziehen von Kalkschwämmen in calciumfreiem Wasser „spiculoide" Gebilde aus organischer Substanz entstehen (Maas).

Immerhin ist eine gewisse Abhängigkeit der Nadelgestalten von den Symmetrieverhältnissen des Kalkspats nicht ganz von der Hand zu weisen. Denn v. Ebner hat durch Ätzversuche gezeigt, dafz die konkave und die konvexe Seite des Basalstrahls eines Dreistrahlers von *Leucaltis* den Flächen eines negativen Rhomboeders, und die konkaven und konvexen Seiten der Lateralstrahlen positiven Rhomboedern entsprechen. Ferner verhalten sich die Seitenflächen der Strahlen (genauer gesagt die der optischen Achse parallelen Tangierungsflächen) wie Deuteroprismaflächen. D. h. jeder der drei Strahlen entfällt auf eine der drei gewöhnlichen Symmetrieebenen des hexagonalen Kristallsystems, die sich, senkrecht zur Haupt (= optischen) Achse mit einander unter Winkeln von 60° schneiden und den Flächen des Deuteroprismas parallel gehen. Doch besteht dieses Gesetz (dem die regulären Dreistrahler wohl durchweg unterliegen) nicht für alle sagittalen Dreistrahler; es kann nur bei solchen Geltung haben, bei denen die Projektion des Oralwinkels auf die kristallographische Basis 120° beträgt („primär sagittale Dreistrahler"); wenn aber, wie häufig, die Projektion des Oralwinkels auf die Basis mehr als 120° (meist 150°—180°) ergibt („sekundär sagittale Dreistrahler"), dann müssen zwei Strahlen in Hauptschnitte fallen, die nicht mehr Deuteroprismenflächen entsprechen. Und G. P. Bidder[1]) konnte sämtliche bei *Leucosolenia coriacea* beobachteten Mifzbildungen regulärer Dreistrahler unter der Annahme erklären, dafz der potentielle Divergenzwinkel benachbarter Strahlen eines Dreistrahlers 60° betrage, also ihre Anordnung sich mit derjenigen von Nebenachsen im hexagonalen System in Übereinklang bringen läfzt. Ferner beobachtete er, dafz der Gastralstrahl der Vierstrahler bei *Ascaltis cerebrum* häufig ausgesprochen dreieckigen Querschnitt hat, wie ein schlankes Rhomboeder erscheint.[2])

Um den Zusammenhang zwischen morphologischer Konfiguration und optischer Symmetrie zu erklären, mufz man annehmen, „dafz bei der Bildung der Biokristalle die kristallographische Orientierung der zuerst abgeschiedenen Substanzen allein entscheidend ist[3]) und dafz alle übrige Substanz nach den Gesetzen der Kristallisation, ohne besondere Tätigkeit des lebenden Protoplasmas, sich an die erst gebildete

1) The skeleton and classification of calcareous sponges, Proc. Roy. Soc. London, Bd. 64 (1899), S. 61. 2) Bidder stellte auch fest, daß die sekundären Dornen am Apicalstrahl gewisser Clathriniden (z. B. *Clathrina cerebrum*), die unter 120° gegeneinander vom Hauptschaft abgehen, in gleichen Hauptschnitten mit den Strahlen der Dreistrahler liegen. 3) Von mir gesperrt. Sch.

anlagert, während von der lebenden Substanz nur ein modellierender Einflufz auf die äufzere Form und die jeweilige Mischung des abgeschiedenen Materials genommen wird" (v. Ebner a. a. O.). Wie diese Orientierung des erst abgeschiedenen Kristallkeimes durchs Plasma so geschieht, dafz die geregelte Beziehung zwischen optischer Achse und Gestalt zustande kommt, ist uns heute noch völlig unbekannt; Bidder hat an einen Einflufz von Druck- und Zugwirkungen bei der ersten Bildung des Spiculums gedacht; das gleiche Problem wird uns bei den Stachelhäutern wiederbegegnen.

ANHANG

DOPPELBRECHUNG BEI DEN NADELN DER KIESELSCHWÄMME

Anhangsweise sei hier der Erscheinungen von Doppelbrechung gedacht, welche die aus amorpher Kieselsäure bestehenden Skeletteile der Silicispongien darbieten können. Sie beruhen nach der herrschenden Annahme nicht auf kristallinischer Beschaffenheit des mineralischen Materials [1]) — denn die Kieselsäure liegt hier in amorpher Form, als „Spicopal" vor — sondern nach F. E. Schulze [2]) auf der Doppelbrechung der in den Spicula enthaltenen organischen Masse (Spiculin), wie der genannte Autor an der kleinfingerdicken Pfahlnadel von *Monoraphis chuni* mit aller Sicherheit zeigen zu können glaubt. Die Nadeln (insbesondere der Hexactinelliden) sind aus abwechselnden (dickeren) Lamellen von Kieselsäure und (dünneren) von organischer Substanz aufgebaut, ein Verhalten, das sich im Querschnitt als konzentrische Schichtung darbietet. Bütschli (Unters. üb. organ. Kalkgebilde a. a. O.) bezweifelt, ob diese Schichtung wirklich auf solche Art zu erklären sei. Ein Querschliff durch die riesige Nadel von *Monoraphis* zeigte nun F. E. Schulze zwischen gekreuzten Nicols ein den Polarisationsebenen entsprechendes dunkles Kreuz, die Quadranten aber aufgehellt und zwar so, dafz nur die dünnen (der organischen Substanz entsprechenden) Schichten aufleuchteten. Über einer Gipsplatte gewann die Erscheinung die Farbenverteilung eines negativen Kreuzes. Da abgeblätterte Lamellenstücke in Flächen-

1) Kieselnadeln fossiler Schwämme können kristallinische Beschaffenheit zeigen; auch können sie aufgelöst und dann durch Kalk oder Eisen ersetzt sein. (E. Stromer, Paläozoologisches Praktikum, Berlin 1920). 2) Hexactinellida, Wiss. Ergebn. D. Tiefsee-Exped. (Text u. Atlas) 1904; hier sind auch (S. 236) die früheren Angaben über die Doppelbrechung von Kieselnadeln zusammengestellt.

ansicht unter allen Azimuten dunkel blieben, mußte die optische Achse auf dem Querschnitt radial liegen und somit der Charakter der Doppelbrechung wirklich als negativ gelten. Betrachtete Schulze eine Nadel in Längsansicht über einer Gipsplatte, so erschienen ihre äußeren und inneren Teile (Achsenfaden, ebenfalls aus organischer Substanz) in entgegengesetzten Interferenzfarben, die äußeren, wie gemäß dem bereits Mitgeteilten zu erwarten, negativ in bezug auf die radiale Richtung der Nadel, der Achsenfaden dagegen negativ in bezug auf die Länge der Nadel. Daß die optische Achse für den Achsenfaden mit der Längsrichtung der Nadel zusammenfiel, ergab sich auch daraus, daß er im Nadelquerschnitt unter allen Azimuten dunkel blieb. Dieselben Erscheinungen lassen sich auch an kleineren Nadeln, wenngleich schwieriger nachweisen.

Das optische Verhalten der Nadeln erklärt F. E. Schulze aus der Art ihres Wachstums: die Lamellen werden eine nach der anderen von außen her aufgelagert; so kommt die Verdickung der Nadel zustande; der Achsenfaden dagegen bewirkt durch seine Verlängerung (solange er mindestens an dem einen Ende der Nadel frei zutage tritt) zugleich die der Nadel. In beiden Fällen steht also die optische Achse in der Richtung, in der die Auflagerung neuer Substanz erfolgt. Nach den Regeln der Spannungsanisotropie betrachtet, verhält sich also die Nadel beim negativen Charakter ihrer Doppelbrechung so, als ob in der Richtung der Ablagerung ein Druck während des Wachstums ausgeübt worden wäre.

Bei den Zweifeln, die über die Anwesenheit hinreichender Mengen von organischer Substanz in den Kieselnadeln bestehen und bei der ganz anderen Deutung, die Bütschli der lamellären Schichtung als einem Wechsel dichterer und weniger dichter kieseliger Lagen gibt, könnte man immerhin daran denken, daß die Doppelbrechung dadurch zustande kommt, daß die Hohlräume in den lockeren Schichten zur Stäbchendoppelbrechung Veranlassung geben: zusammen mit der sie trennenden Kieselsäure würden sie das System der beiden isotropen Komponenten liefern, das zum Entstehen solcher Doppelbrechung nötig ist; infolge ihres allseitigen Abschlusses aber wäre der Nachweis der Abhängigkeit der Anisotropie vom Brechungsindex der die Hohlräume erfüllenden Masse unmöglich. Auch wäre zu erwägen, ob nicht die Kieselsäure an den doppelbrechenden Stellen wirklich kristallinisch sein könnte, seitdem Scherrer aus der Art, wie kolloidale Kieselsäure Röntgenstrahlen abbeugt, geschlossen hat, daß sie viel kristallinische Einlagerungen enthält.

Bütschli (Unters. üb. organ. Kalkgebilde a. a. O. S. 163) berichtet, daſz Kieselnadeln von *Geodia* durch starkes, lang anhaltendes Glühen zum Teil mehr oder weniger kristallinisch wurden. Die Kieselsubstanz besteht dann aus prismenartigen, abgeplatteten, langen Kriställchen, die anscheinend ohne gesetzmäſzige Ordnung die Wand der Nadel durchsetzen; sie sind doppelbrechend und zwar negativ in bezug auf ihre Längsrichtung.

ABSCHNITT II.

DIE SKELETTSTÜCKE DER STACHELHÄUTER[1])

Gegenüber den Kalknadeln der Schwämme sind die Skelettstücke der Stachelhäuter (Echinodermen) vielfach durch bedeutendere Gröſze — man denke an die fingerlangen und -dicken Stacheln gewisser Seeigel — und erheblich verwickeltere Formgebung ausgezeichnet, was mit ihren sehr verschiedenen, fast immer im Rahmen eines Hautskeletts und seiner Anhänge sich bewegenden Leistungen zusammenhängt. Dazu kommt auch noch ein Unterschied in der Struktur. Abgesehen von den kleinsten, körnchen-, stäbchen-, ankerartigen und ähnlichen Kalkgebilden, die wie die Nadeln der Schwämme glasklar durchsichtig sind, besitzen alle gröſzeren Skelettstücke — unbeschadet ihrer einheitlichen Kristallnatur — gerüstartigen Aufbau, in dem sie von zahlreichen bald gröſzeren bald kleineren, stets aber unter der Sichtbarkeit mit bloſzem Auge liegenden, rundlichen Lücken, „Maschen", durchsetzt sind, die von „Balken" der Skelettmasse geschieden werden. Dieser Bau der Skelettstücke erklärt sich aus ihrer Bildung von einem Primärstäbchen her, das durch fortgesetzte Gabelung unter etwa 120° und durch gesetzmäſzig erfolgende Verschmelzung der Gabeläste zunächst Gitterplatten und durch ähnliche Wachstumsvorgänge auch in der dritten Dimension räumliche Gerüstwerke liefert. Wie bei den Nadeln der

1) Vgl. die für die Kalkschwämme zitierte Arbeit v. Ebners, dann vor allem S. Becher, Über statische Strukturen und kristalloptische Eigentümlichkeiten des Echinodermenskeletts, Verh. D. Zool. Ges. (1914), S. 307, Untersuchungen über nichtfunktionelle Korrelation in der Bildung selbständiger Skelettelemente, Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. Bd. 31 (1911), S. 1; Über eine auf die Struktur des Echinodermenskelettes gegründete neue Methode zur Herstellung von polarisiertem Licht, Zool. Anz. Bd. 44 (1914), S. 122, Über die Benutzung des Polarisationsmikroskops zur morphologischen Analyse des Echinodermenskeletts, Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 38 (1914), S. 211; E. Merker, Studien am Skelett der Echinodermen, Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. Bd. 36 (1916), S. 1; Die Richtung der Molekeln im Kalkskelett der Stachelhäuter und ihre mutmaßliche Ursache, Biol. Zentralbl. Bd. 41 (1921), S. 110.

Schwämme, so erfolgt die Entstehung der Skeletteile stets intrazellular [1]), je nach ihrer Größe in ein- bis vielkernigen syncytialen Plasmamassen (Scleroblasten mesenchymatischen Charakters). Dieses Bildungsgewebe findet sich bei den fertiggestellten Kalkstücken in den Maschen des Gerüstes, kann aber hier durch nachträgliche Ausfüllung mit Kalk (so bei gewissen Seeigelstacheln) verdrängt werden, und, sich nur auf der Oberfläche der Skelettgebilde erhaltend, ihr weiteres appositionelles Wachstum bewirken.

Infolge der geschilderten Gerüststruktur erscheinen die Skelettstücke, auch wenn aufs sauberste von etwa darin enthaltenem Gewebe (durch Behandeln mit Eau de Javelle oder mit Kalilauge) befreit, in Luft undurchsichtig und, gut gereinigt, blendend weiß oder infolge Anwesenheit eines Farbstoffes („Calceochrom") in rotblauen oder gelbgrünen Tönen gefärbt. Obwohl jeder Skelettbalken an sich vollkommene Durchsichtigkeit besitzt, erleidet das Licht beim Passieren eines Skelettstückes durch den vielfachen Übergang aus Kalk in Luft und umgekehrt unregelmäßige Brechung und Zerstreuung, als deren Effekt in ähnlicher Weise das geschilderte Verhalten zustande kommt, wie durch Überlagerung zahlreicher durchsichtiger Eiskriställchen die weiße undurchsichtige Schneedecke. Will man daher solche Objekte in durchfallendem Licht untersuchen, so muß man Schliffe herstellen, die nur aus wenigen Balkenlagen bestehen, und sie zur Beseitigung des Brechungsunterschiedes zwischen Balkensubstanz und Füllmasse in ein Medium von annähernd mittlerem Index des Calcits, etwa in Balsam, eintragen. [2])

Volle Durchsichtigkeit ist auf diese Weise bei einem doppelbrechenden Material wie Calcit nur in der Richtung längs der optischen Achse erreichbar, in der die beiden Lichtkomponenten gleichen Brechungsindex besitzen. Nimmt man also zum Durchtränken Monobromnaphthalin, dessen Brechungsindex erst in der vierten Dezimale von dem hier in Frage kommenden (1,658 für Natriumlicht) abweicht, so ergibt sich für diese Richtung gute Lichtdurchlässigkeit.

1) Vgl. insbesondere W. Woodland, Studies in spicule formation V. The scleroblastic development of the spicula in Ophiuroidea and Echinoidea and in the Genera Antedon and Synapta, Quat. Journ. Micr. Sc. vol. 51 (1907), S. 31.

2) Wie ein Stück Kalkspat, so zerlegt auch eine aus Echinodermenkalk geschnittene Platte einen in geeigneter Richtung eintretenden Lichtstrahl in zwei linear polarisierte. Durchtränkt man eine solche Platte mit einer Flüssigkeit vom Brechungsindex etwa des außerordentlichen Strahls, so beseitigt man für ihn den Unterschied der Brechung von Balkenmasse und Zwischenraumfüllung, sodaß der außerordentliche Strahl sich wie in einem optisch homogenen Medium geradlinig bewegt, der ordentliche aber durch vielfach wiederholte Spiegelung und Brechung an den Gerüstbalken beseitigt wird. So stellt eine derartige Platte einen „Zerstreuungspolarisator" dar. (S. Becher, Zool. Anz. Bd. 44 (1914), S. 122.)

In allen anderen bestehen aber für dieses Einbettungsmittel und den außerordentlichen Strahl Unterschiede in der Brechung zwischen Durchtränkungsflüssigkeit und Balkensubstanz und in ihnen ist daher die Durchsichtigkeit geringer, was sich bei verschiedener Lage des betreffenden Skelettstückes zum Beobachter schon in gewöhnlichem Licht bemerkbar macht. Für alle anderen Richtungen kann man also die Skelettmasse nur für einen von beiden Strahlen, also höchstens die Hälfte des Lichtes, völlig durchsichtig machen. Wählt man etwa ein Durchtränkungsmittel mit dem kleinsten Index des außerordentlichen Strahles, so wird Übereinstimmung der Brechungsindices zwischen Skelett- und Füllsubstanz für den außerordentlichen Strahl nur in Richtung senkrecht zur optischen Achse vorhanden sein, hier also größere Durchsichtigkeit herrschen. Dieser von Becher



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 34. Junger Seestern (Asterias rubens). Vergr. 25 : 1.

E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 35. Kalkkörper — Rädchen — aus der Haut einer Holothurie (Chirodota). Vergr. 250 : 1.

ersonnenen Methode haben der genannte Autor und Merker sich bedient, um die Lage der optischen Achse in gewöhnlichem Licht festzustellen: sie tauchten die ungeschliffenen Skelettstücke in Flüssigkeiten von Brechungsindex des außerordentlichen Strahles ein und drehten so lange hin und her, bis sie durchsichtig erschienen; dann mußte die optische Achse senkrecht zur Blickrichtung liegen und ließ sich durch zwei Durchsichtigkeitsrichtungen bestimmen.

Prüft man unter Berücksichtigung der vorstehenden Bemerkungen hergestellte Präparate, also kleinste Kalkkörper in toto, von größeren Skelettstücken aber in Balsam eingebettete Schliffe zwischen gekreuzten Nicols, so löschen sie bei Drehung des Objekttisches um 360° viermal vollkommen aus und erscheinen in den vier Zwischenstellungen maximal hell, erweisen sich also optisch als einheitliche

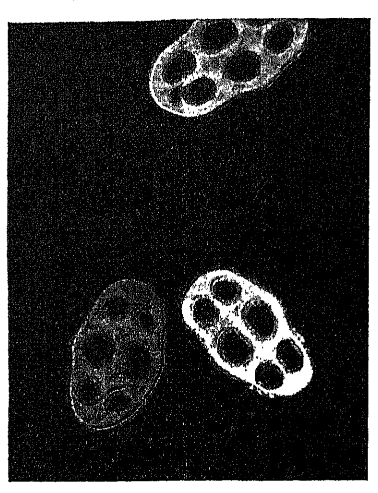
Kristallindividuen (vgl. Abb. 36), was v. Ebner an größeren Skelettteilen auch durch Ätzfiguren und (wie schon frühere Autoren) an der Spaltbarkeit feststellen konnte. Bereits die letztgenannten Beobachtungen, ferner die Meigensche Reaktion, sowie die Feststellung des spezifischen Gewichtes) sichern, daß es sich um Kalkspat handelt. Damit steht auch in Übereinklang, daß die zu beobachtenden Konoskopbilder einachsig sind (vgl. Abb. 8, S. 35).

Das Verhalten der Achsenbilder lehrt zugleich in einfachster Weise, daß zwischen der Gestalt eines Skelettstückes und der Lage der optischen Achse (also auch der Schwingungsrichtungen) durchgängig eine feste Beziehung besteht, was bereits v. Ebner und anderen älteren Autoren für viele Fälle bekannt war und von S. Becher und seinem Schüler Merker in umfassenderer Weise dargetan wurde. Skelettstücke von Echinodermen erscheinen aus den gleichen Gründen wie die Kalknadeln der Schwämme (s. Anm. S. 32), bei Parallelität von optischer und Mikroskopachse im Orthoskop nicht ganz dunkel, wie es die Theorie verlangt, sondern unter allen Azimuten in geringer, sich gleichbleibender Helligkeit. Im konvergenten Licht zeigen sie in dieser Lage, wie ein einachsiger Kristall, ein dunkles den Schwingungsebenen der Nicols entsprechendes Kreuz (bei dickeren Skelettstücken umgeben von Interferenzringen), das beim Verschieben des Präparates im Sehfeld des Orthoskops oder bei Drehung des Tisches um 360^{0} unverändert bleibt. Bildet die optische Achse einen Winkel mit der des Mikroskops, so steht das Kreuz exzentrisch im konoskopischen Gesichtsfeld, und sein Mittelpunkt bewegt sich beim Drehen des Tisches auf einer Kreisbahn, wobei aber die Kreuzarme die gleichen Richtungen beibehalten. Die Achsenbilder von Schliffen und kleinen Skelettkörperchen aus Echinodermenkalk stehen an Schönheit kaum hinter denen von minerogenem Kalkspat zurück. Der negative Charakter des Achsenbildes ist mittels Gipsplatte leicht nachweisbar.

Am leichtesten zu untersuchen sind die zierlichen Kalkkörper der Seewalzen (Holothurien), die auf den Objektträger oft von selbst typische Stellungen (Flächen- und Kantenansicht) einnehmen. Man prüfe gemäß dem oben Gesagten stets solche aufs Achsenbild, die orthoskopisch zwischen gekreuzten Nicols nur geringe Helligkeitsunterschiede oder über dem Polarisator allein keinen Wechsel der Lichtbrechung zeigen, und wird sich dann viel Mühe im Aufsuchen der

1) Nach Merker (a. a. O.) ist das spezifische Gewicht des Echinodermenkalkes etwas geringer als das des minerogenen Calcits, womit auch eine Verminderung der Doppelbrechung verknüpft ist. Der genannte Autor führt das auf die Anwesenheit geringer Mengen von organischer Substanz im Echinodermenkalk zurück.

Achsenlage ersparen. So ist bei den Rädchen von *Myriotrochus* und *Chirodota* (Abb. 35), die im Präparat gewöhnlich flach liegen, ein zentrisches Achsenbild leicht wahrzunehmen: hier fällt also die optische Achse mit der Radachse überein. Ähnlich verhält es sich bei den Ankern und ihren Stützplatten von *Synapta* (vgl. Achsenbild Abb. 8, S. 32); die optische Achse verläuft in ihnen annähernd senkrecht zu der Ebene, die durch die drei Ankerspitzen gelegt wird, sodaß Anker (und Platte) trotz ihrer ausgesprochenen bilateralen Symmetrie sich wie „echte" reguläre Dreistrahler eines Kalkschwammes verhalten. Auch die Gitterplatten von *Ankyroderma*[1]) und *Psolus* zeigen in Flächenansicht den Achsenaustritt annähernd in der Mitte des konoskopischen Sehfeldes. Bei den bekannten elliptischen „Schnallen" von *Holothuria impatiens* (Abb. 36) dagegen liegt die optische Achse in der Ebene der Platte; die Schwingungsrichtungen gehen den Achsen des elliptischen Kalkkörpers parallel und zwar kennzeichnet die kurze Achse den Hauptschnitt (die Schwingungsrichtung der schneller sich fortpflanzenden Welle). Die „Stühlchen" dieser Form dagegen zeigen übereinstimmenden Verlauf für optische und morphologische Achse (Längsachse des Türmchens).[2])

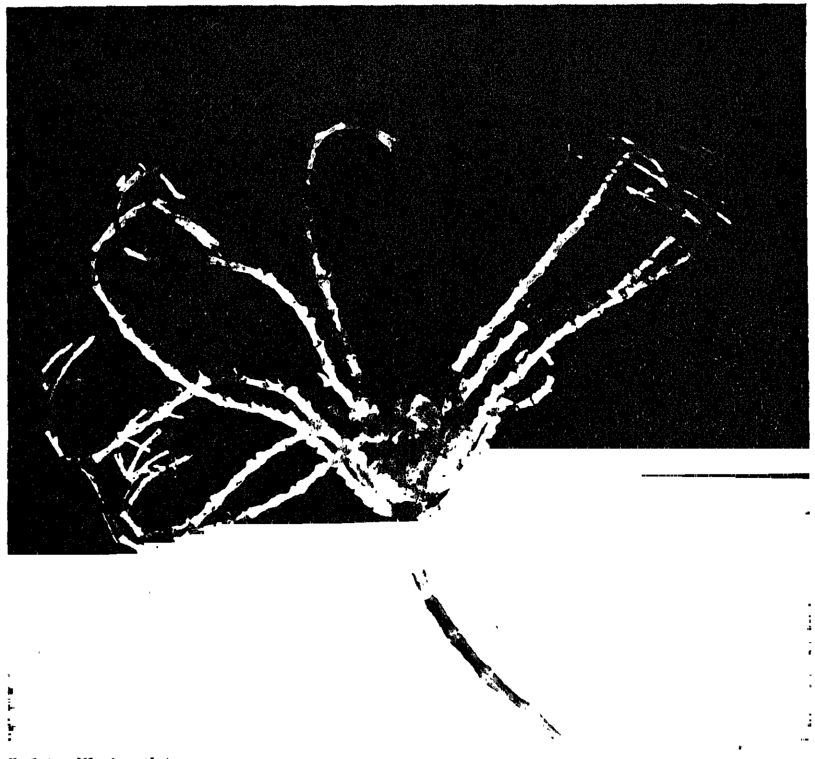


Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 36. Kalkkörper — Schnallen — aus der Haut einer Holothurie (Holothuria impatiens). Ein Kalkkörper in der Mitte des Bildes fast ganz ausgelöscht. Vergr. 280 : 1.

1) Die weinroten Körperchen in der Haut der Holothuriengattungen Ankyroderma und Trochostoma, die gemäß H. Ludwig (Die Seewalzen, Bronns Klass. u. Ordn. d. Tierreichs, 1889—1892) durchaus eigenartige Bildungen sind, „die mit den übrigen Kalkkörpern nur das eine gemeinsam haben, daß sie aus derselben anorganischen Substanz bestehen", zeigen nach meiner Prüfung keine Spur von Doppelbrechung, sodaß die Sonderstellung dieser Gebilde, die sich aus einer rein morphologischen Betrachtung ergibt, auch optisch begründet ist.
2) Bei den elliptischen Schnallen von *Holothuria tubulosa* finde ich dieselben Verhältnisse wieder: die optische Achse entspricht dem kleinen Durchmesser der elliptischen Plättchen. Seltsamerweise gibt v. Ebner (a. a. O. S. 138) an, daß die Plättchen in Flächenlage orthoskopisch unter allen Azimuten gleichmäßig hell erscheinen, konoskopisch ein Achsenbild geben, dagegen Kalkkörper von der schmalen Seite gesehen, zwischen gekreuzten Nicols, viermal hell und dunkel werden. Meine Beobachtungen an verschiedenen zuverlässig bestimmten Präparaten von *Holothuria tubulosa* ergaben gerade das Gegenteil.

S t i e l glieder von S e e l i l i e n (Crinoiden) geben im Q u e r - s c h l i f f das Achsenkreuz, sodaſz hier optische und morphologische Achse zusammenfallen, ebenso verhält es sich mit den W i r b e l n d e r A r m e , den C i r r e n usw.: immer zeigt sich die gleiche Übereinstimmung von morphologischer Wachstumsrichtung und optischer Achse, wie sie in dieser einfachen Art bei keiner anderen Gruppe mehr hervortritt (M e r k e r). Alle diese Kalkstücke löschen demnach parallel ihrer Länge aus (Abb. 37).



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 37. Gestieltes Larvenstadium (sogen. Pentacrinula) eines Haarsternes (Antedon). Vergr. 17 : 1.

Daſz bei S e e i g e l s t a c h e l n — wie überhaupt bei allen Stacheln der Echinodermen — die optische Achse mit der Längsrichtung des Stachels zusammenfällt, hatte bereits H e s s e l 1841 an fossilem Material entdeckt, H a i d i n g e r 1864 auch für rezente Formen nachgewiesen. Querschliffe durch Stacheln geben in der Tat immer schöne Achsenbilder und kleine Stacheln oder Längsschliffe durch gröſzere löschen parallel der Stachelachse im Orthoskop aus. In den

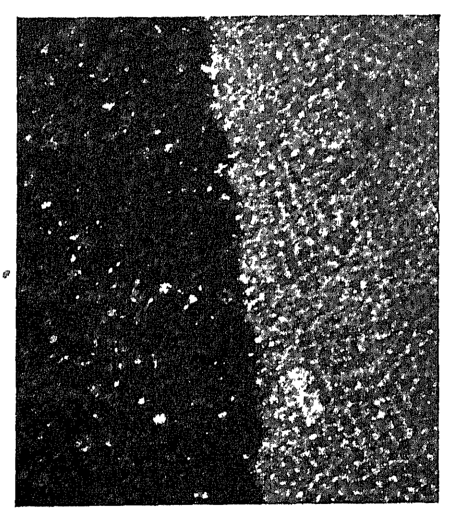
Schalenplatten (Ambulacralia und Interambulacralia) regulärer Seeigel *(Echinus, Psammechinus, Strongylocentrotus)* liegt die optische Achse in der Plattenfläche und zwar in den Schalenmeridianen. Auch in den Aurikeln (jenen von der Schalenöffnung aus ins Innere der Seeigelschale vorspringenden Fortsätzen, die zur Befestigung des Kauapparates dienen) hält sie in bezug auf die Schale als Ganzes die gleiche Stellung ein, sodaſz diese Öhrchen vielleicht als schmale Schalenplatten mit starkem Dickenwachstum zu deuten sind. Die optische Achse in den Kiefern geht radial, sodaſz tangentiale Flächenschliffe das Achsenbild darbieten, in den übrigen Teilen der „Laterne des Aristoteles" (des Kieferapparates) aber in anderer Richtung (worüber man im einzelnen bei Merker vergleichen wolle). Die Zähne der Echiniden, die ganz anders entstehen wie alle übrigen Skeletteile, nämlich aus organischer Substanz vorgeformt werden und dann von der Spitze gegen die Wurzel fortschreitend nach und nach verkalken, enthalten zahlreiche Kristallisationszentren, besitzen also nicht Biokristallcharakter und stellen somit eine seltene Ausnahme von dem allgemeinen Verhalten der Skelettstücke dar. Im Gegensatz zu den regulären Seeigeln steht nach Merker in den Schalenplatten der irregulären (Spatangiden und Clypeastriden) die optische Achse auf jeder Platte senkrecht. Den Auswüchsen auf der Innenseite zahlreicher dorsaler und ventraler Platten von *Clypeaster rosaceus*, die in der Mitte des Schalenraumes verschweiſzen und zu Strebepfeilern werden, kommt die gleiche optische Orientierung zu wie den Platten, von denen sie ausgehen.

Bei den Schlangensternen (Ophiuriden) verläuft die optische Achse in den Platten der Körperkapsel jeweils radial zu den einzelnen Elementen. Die Bauchplatten der Ophiuriden zeigen abweichend von allen Platten des Armes (Wirbeln, Seitenplatten, Dorsalschildern), bei denen die optische Achse in natürlicher Lage des Tieres annähernd senkrecht steht, die optische Achse in der Längsrichtung des Armes und erscheinen daher gleich Stacheln zum Epinicht zum Hauptskelett gehörig. Einen morphologisch noch bedeutungsvolleren Aufschluſz ergab die Untersuchung der Wirbel des Ophiuridenarmes in polarisiertem Lichte: jeder Wirbel erweist sich als Doppelgebilde, homolog den beiden Ambulacralia des Seesternarms, indem die beiden frühzeitig verwachsenden Skelettstücke, trotz innigster Vereinigung, infolge etwas verschiedener Achsenlage nicht gleichzeitig auslöschen (Abb. 38) (Becher). Der Beweis der Doppelnatur des Wirbels ist gegenüber dem ontogenetischen leicht und stets wieder zu führen und überrascht durch seine Eleganz. Hier löst also das Polarisationsmikroskop eine

vergleichend anatomische Aufgabe. (Weiteres betreffs Ophiurenskelett siehe bei Becher und Merker).

Ähnlich wie bei den Ophiuriden ist auch bei den Seesternen die Lage der optischen Achse in sämtlichen Skelettstücken des Armes senkrecht zu seiner Ventralfläche.

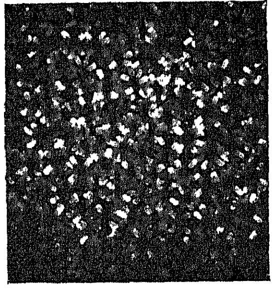
Wie man aus dem Vorhergehenden sieht, halten die optischen Achsen auch bestimmte Richtungen in bezug auf den Körper als Ganzes ein. Diese regelmäßigen Beziehungen zwischen Lage der optischen Achse und Körperform prägt sich oft in charakteristischen Bildern kleiner Tiere im ganzen (vgl. Abb. 34, S. 94) oder auch Teilen von solchen (Abb. 39) aus.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 38. Teil eines Querschliffes durch einen Wirbel aus einem Schlangensternarm (Ophioderma): Zusammensetzung aus zwei Stücken mit verschiedener Auslöschung. Vergr. 95 : 1.

Durch mechanische Beanspruchung treten bei gewissen Skeletteilen Störungen ihres einheitlichen Kristallcharakters auf. So zeigen nach Becher die Stachelhöcker auf den Schalenplatten von *Heterocentrotus* eine von der Platte im übrigen abweichende und zwar an Sphärokristalle erinnernde Auslöschung. In den Gelenken zwischen den Armwirbeln der Ophiuriden und den Brachialia der Seelilien machen sich nach dem gleichen Autor mehr oder weniger unregelmäßig gelagerte und begrenzte Teile durch selbständiges Aufleuchten und Auslöschen bemerkbar und ähnliches mehr. Becher nimmt an, daß diese optischen Anomalieen das Resultat von „Gleitung" sind, wie sie bei Kristallen, z. B. gerade beim Kalkspat, bekannt ist: legt man einen Calcitrhomboeder mit einer stumpfen Kante auf eine Unterlage und drückt mit der Schneide eines Messers senkrecht auf die gegenüberliegende obere, so dringt das Mes-

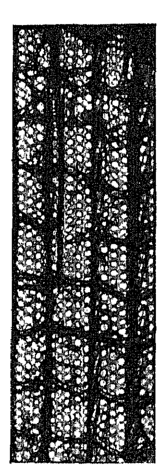


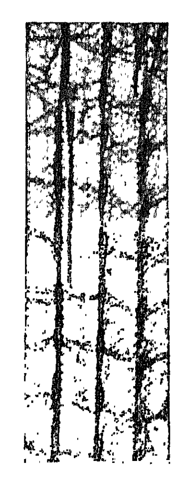
Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 39. Rückenhaut eines Seesternes (Astropecten mülleri) mit Paxillen. Vergr. 7 : 1.

ser in den Kristall ein, und die vom Messer aus nach der stumpfen Ecke hin liegende Partie verschiebt sich in eine neue stabile Stellung, wobei jene stumpfe Ecke in eine spitze umgewandelt wird. Die verschobene Partie nimmt zum ursprünglichen Rhomboeder Zwillingsstellung ein. Becher betont, daß die Gleitung schon während der Ablagerung des Kalkspats sich abspiele, daher an sich geringfügig sei, aber dadurch, daß neu ansetzender Kalkspat gemäß der veränderten Achsenlage weiter wächst, auffallend werden könne.

Sehr empfehlenswert für Echinodermenskelettstücke ist auch die schon bei den Kalkschwämmen erwähnte Untersuchung über dem Polarisator allein; die Erscheinungen sind viel auffälliger als dort infolge der durch den maschigen Bau bedingten großen Oberflächenentwicklung der Kalkstücke (Abb. 40 a u. b).





Eva du Bois-Reymond phot.

a *b*

Abb. 40. Bruchstück vom Hohlstachel eines tropischen Seeigels über dem Polarisator allein in zwei verschiedenen Stellungen; *a)* Längsachse des Stachels senkrecht zur Schwingungsrichtung des Nicols: hohe Lichtbrechung; *b)* Längsachse parallel zur Schwingungsrichtung des Nicols: geringe Lichtbrechung. Vergr. 20 : 1.

Seit langem weiß man, daß die Maschen im Echinodermenkalk beim Versteinerungsprozeß durch Kalkspat ausgefüllt werden, der in optisch paralleler Stellung zu dem des Skelettstückes anwächst, eine Tatsache, die ihre Analogie in der Beobachtung von Sollas hat, daß Kalkschwammnadeln in kalkhaltigem Wasser sich mit Calcit inkrustieren, der die gleiche Orientierung aufweist wie jener in den Nadeln.[1]) Auch bei Regeneration von Skelettstücken bei Echinodermen nimmt der Kalk im Regenerat die Orientierung an, die durch das zu regenerierende Stück bestimmt ist. Durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. Křížencký[2])

1) Auch bei fossilen Echinodermen kann man häufig ein Weiterwachsen (Vergrössern) der kristallinischen Skelettstücke unter Beibehalten der gegebenen Achsenlage beobachten. Die Cystoideen, ursprünglich nur dünne Hohlkugeln, verwandeln sich in solide radialfaserige Kalkspatkugeln, in deren Mittelpunkt sich die von der Innenwand wachsenden Kristalle mit spitzen Enden treffen (nach J. Walther, Allgemeine Palaeontologie I. Teil, Berlin 1919). 2) Vgl. die Arbeit dieses Autors: Ein Beitrag zur Kenntnis der Regenerationsfähigkeit der Seeigelstacheln, Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 42 (1917), S. 642.

konnte ich über 40 Seeigelstacheln *(Strongylocentrotus purpuratus)* untersuchen, deren distaler Abschnitt in geringerem oder größerem Umfang regeneriert war. Stets zeigten der alte basale Teil des Stachels und der unter geringer Verjüngung aufgesetzte neue distale vollkommen gleichmäßige Auslöschung und das sogar bei doppelten und dreifachen Regeneraten. Es wirkt also auch hier, wie wir das ja für das normale Wachstum durchweg annehmen, der bereits vorhandene Kalk auf den sich abscheidenden richtend. —

Überschauen wir die Befunde bei den Skelettstücken der Stachelhäuter, so wird uns noch deutlicher wie bei den Nadeln der Kalkschwämme, daß so reich gegliederte und dem Organismus in mannigfacher Weise dienende Skelettstücke ihre Form nicht durch Kristallisationsvorgänge, auch nicht durch Abändern der normalen Kristallformen infolge Auskristallisierens in kolloidalen Medien, haben erhalten können. Vielmehr finden wir, daß der Organismus unter Beibehaltung des für Calcit charakteristischen molekularen Gefüges dem Skelettmaterial eine seinen Zwecken entsprechende Form aufprägt, eine Form, die sich historisch entwickelt hat und vererbt wird. Nur in einzelnen Fällen, wie bei den sechsspeichigen Rädchen von *Chirodota* oder den elliptischen Schnallen von *Holothuria* möchte man daran denken, daß hier die vektoriellen Eigenschaften des Materials die organisierte Form gewissermaßen durchdringen. Auch konnte v. Ebner durch Ätzversuche zeigen, daß die flache Seite des Stachels von *Ophiothrix fragilis* einer Deuteroprismenfläche entspricht.

Da eine feste Beziehung zwischen der Lage der optischen Achse und der Gestalt des jeweiligen Skelettstückes besteht, so muß man annehmen, daß das skelettogene Plasma eine Orientierung des erst ausfallenden Kristallkeimes vornimmt. Als solche orientierenden Faktoren kämen vielleicht nach Becher in einigen Fällen einseitige Spannungen in der kolloidalen Matrix in Frage, die zu einer Ausrichtung der Kristalle führten. Überall wird man aber damit kaum auskommen.

Neuestens hat Merker angenommen, die Molekeln des kohlensauren Kalkes würden infolge ihres polaren Baues (das schwere Calciumatom bildet gleichsam ein Anhängsel an der Gruppe · CO_3) vor dem Zusammenschluß zum Kristall durch die Schwerkraft gerichtet, d. h. sie stellten sich so ein, daß ihr schwerer Teil nach unten sinke. So könnte z. B. verständlich werden, daß im flach dem Boden aufliegenden Arme der Seesterne in allen Skelettstücken die

optische Achse in Richtung der Erdanziehung falle, und ähnliches würde auch für den Arm der Schlangensterne gelten. Für die Crinoiden, bei denen die optische Achse mit der Längsrichtung des Stieles, der Arme usw. zusammenfällt, also in den ungefähr wagerecht ausgebreiteten Armen eine andere Richtung zur Schwerkraft einhält als im senkrecht stehenden Stiel, nimmt Merker nachträgliche Änderungen an: die Skelettstücke sollen mit ihrer optischen Achse um so weniger von der Senkrechten abweichen, je jünger das Tier ist. Merker verhehlt sich nicht, daſz diese Theorie, die jedenfalls den Vorzug besitzt, experimentell nachprüfbar zu sein, in der Anwendung auf andere Fälle (Schale der Seeigel z. B.) zu Schwierigkeiten führt. Auch abgesehen davon, daſz die physikalischen Voraussetzungen (Wirkung der Schwerkraft auf Molekeln) keineswegs hinreichend geklärt sind, scheint mir der Umstand, daſz die Skelettstücke des fertigen Tieres z. T. bereits in den Flimmerlarven angelegt werden, durch deren ständige regellose Bewegung sie, gleichsam wie in einem Klinostat, der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen werden, dieser Theorie nicht günstig zu sein.

Im übrigen könnte die Orientierung sowohl eine nebensächliche Begleiterscheinung sein, oder aber die bestmöglichste Beanspruchung des Materials im fertigen Skelettstück herbeiführen. Im letzten Sinne wäre z. B. die so abweichende Lage der optischen Achse in den Schalenplatten der regulären und der irregulären Seeigel im Hinblick auf die auch in der Schalenform zum Ausdruck kommende andersartige Beanspruchung der Schale zu erklären (Merker).

ABSCHNITT III

DIE SCLERITEN VON BRIAREUM

Im Gegensatz zu den Kalkschwämmen und Stachelhäutern, bei denen der Biokristallcharakter der Skeletteile ein durchgreifendes Merkmal darstellt, sind die kleinen ebenfalls intrazellulär entstandenen Kalkkörper der Oktokorallen, die sog. Scleriten, im allgemeinen aus einer Unmenge winziger Calcitnädelchen aufgebaut und bieten daher Erscheinungen der Aggregatpolarisation dar, die in einem späteren Abschnitt ihre Besprechung finden werden. In seltsamer Abweichung von diesem gewöhnlichen Verhalten erweisen sich die Scleriten des Gorgonariers *Briareum* und einiger seiner nächsten Verwandten als Biokristalle [1]). Schon hier aber sei darauf hin-

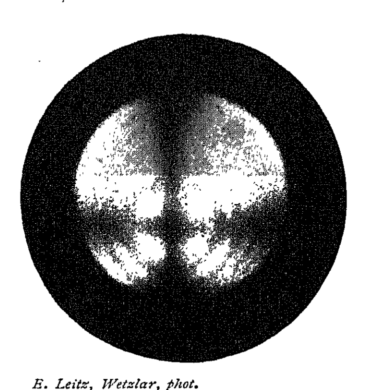
1) W. J. Schmidt, Die Scleriten von Briareum als Biokristalle, Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 51 (1922), S. 509.

gewiesen, daß die Gestalt dieser Biokristallscleriten durchaus nicht aus dem Rahmen herausfällt, den die anderen, mikrokristallinischen Scleriten einhalten. Somit erhellt aufs deutlichste, daß die allgemeine Form dieser Gebilde nicht durch die Kristallisationsvorgänge bedingt ist, sondern eine dem Organismus eigentümliche Leistung darstellt, die er an verschiedenartigem Material vollbringen kann. Andererseits aber wird sich doch ergeben, daß die vektoriellen Eigenschaften des Materials gewisse Einzelheiten der Form bestimmen, sodaß also gleichsam ein Kompromiß zwischen ihnen und dem Gestaltungsvermögens des Organismus geschlossen wird.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 41. Kalkkörper (Scleriten) der Oktokoralle Briareum asbestinum. Vergr. 60 : 1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 42. Achsenbild eines Scleriten von Briareum.

Die Scleriten von Briareum (Abb. 41) sind meist gegen 1 mm lange, an den Enden sich verjüngende Stäbchen („Spindeln") von elliptischem Querschnitt, die mit einer großen Menge dorniger Warzen besetzt sind. Quer durchbrochen zeigen sie eine Schichtung um eine Achsenlamelle herum, die dem großen Durchmesser der Querschnittsellipse entspricht. Demgemäß können die Scleriten, längs dem Objektträger aufliegend, zweierlei Ansichten darbieten, die sich auch in bezug auf die zu beobachtenden Strukturen unterscheiden. Geht nämlich die Fläche der Achsenlamelle parallel der Sehfeldebene, so erscheint der Sclerit breit und ohne innere Struktur: Flächenansicht; steht dagegen die Achsenlamelle auf der Kante, so sieht der Sclerit schmal und sie selbst strichförmig („Achsenfaden") aus; zugleich macht sich die Lamellierung der Scleritenmasse als achsenparallele Streifung bemerkbar: Kantenansicht.

Scleriten in Flächenansicht bleiben zwischen gekreuzten Nicols unter allen Azimuten dunkel (bezw. gleichmäßig, aber in geringem Maße hell) und zeigen konoskopisch das negativ einachsige Interferenzbild des Calcits (Abb. 42) und zwar bei exakter Orientierung der Flächenansicht zentrisch. Die optische

Achse steht also senkrecht zur Abflachungsebene der Scleriten, d. h. in Richtung des kleinen Durchmessers der Querschnittsellipse. Scleriten in Kantenansicht dagegen löschen bei Drehung des Objekttisches um 360° viermal aus. Dabei sind die Schwingungsrichtungen durch die (nunmehr in der Ebene des Sehfeldes gelegene) optische Achse und die Richtung senkrecht dazu bestimmt, sodaſz also (geradlinig ausgebildete) Scleriten in Kantenansicht parallel ihrer Länge auslöschen.

Wie bereits gesagt, geht die optische Achse (Richtung gröſzerer optischer Elastizität) dem kleinen Durchmesser der Querschnittsellipse parallel; die andere Schwingungsrichtung auf dem Scleritenquerschnitt entspricht also dem groſzen Ellipsendurchmesser, was auch an Querbruchstücken unmittelbar geprüft werden kann. Da nun einerseits den mikrokristallinischen Scleriten von ähnlichem Habitus wie die Biokristallscleriten bei *Briareum* ein elliptischer Querschnitt nicht eigen ist, andererseits die Ellipsendurchmesser die optische Achse und die Senkrechte zu ihr, d. h. die Richtungen gröſzter physikalischer Verschiedenheit im Kristall, darstellen, so liegt es nahe, in dem elliptischen Querschnitt den Ausdruck eines vektoriellen Wachstums des kristallinischen Materials zu erblicken.

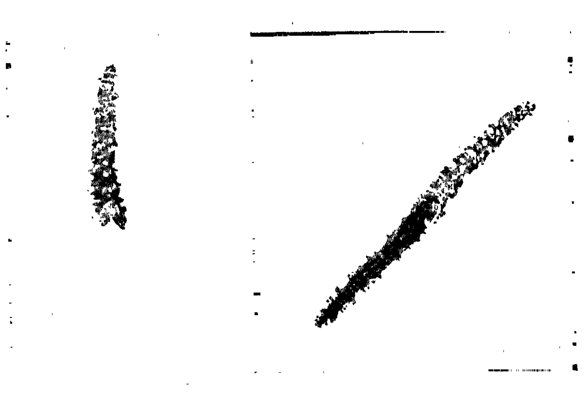
Neben den bisher besprochenen regelmäſzigen Kalkkörpern finden sich aber auch mehr oder minder stark gekrümmte oder verzweigte, z. B. an die Dreistrahler bei den Kalkschwämmen erinnernde Gestalten. Für sie alle ist charakteristisch, daſz Krümmung und Verzweigung (die letzte von entsprechender Verästelung der Achsenlamelle begleitet) stets in der Abflachungsebene erfolgt, sodaſz etwa ein solcher Dreistrahler in Faciallage das Achsenbild zeigt.

Wie innig die Verknüpfung zwischen der Lage der optischen Achse und der Gestalt der Scleriten bei *Briareum* ist, lehren überzeugend jene nicht ganz seltenen Zwillingsscleriten, die nicht einem Kalkspatkristall entsprechen, sondern zweien, die sich in der Mitte des Scleriten begegnen und so verwachsen sind, daſz ihre optischen Achsen einen Winkel von 90° miteinander bilden. Anscheinend handelt es sich um Zwillinge (im Sinne der Kristallographie), bei denen eine Rhomboederfläche des Calcits die Zwillingsebene abgibt. Doch ist zu bemerken, daſz diese Zwillingsebene nicht als einheitliche Fläche an den beiden Scleritenhälften ausgebildet vorliegt, sondern daſz, wie auch nicht selten bei minerogenen Zwillingen, die Grenzfläche verwickelteren[1]) Verlauf einhält. Solche Zwillingsscleriten zeigen

1) Über die genauere Ausbildung der Grenzfläche vergl. die auf S. 102, Anmerkg. 1 angegebene Abhandlung.

stets eine abnorme Gestalt, indem auch die Abflachungsebenen der beiden Hälften um 90° gegeneinander gedreht sind, sodaſz, wenn die eine in Kantenansicht erscheint, die andere sich in Flächenansicht darbietet (vgl. Abb. 43).

Das Wesen solcher Zwillingsscleriten erhellt aus ihrem Verhalten in polarisiertem Licht. Angenommen, die Orientierung eines Zwillingsscleriten im Präparat sei so, daſz die eine Hälfte in Flächenansicht erscheint, so gibt diese konoskopisch das Achsenbild und bleibt orthoskopisch unter allen Azimuten unverändert, aber nur in geringem Maſze, hell; die andere Hälfte aber löscht während derselben Drehung des Objekttisches viermal aus (vgl. Abb. 43a u. b). Über dem Polarisator allein untersucht, zeigt die Hälfte in Flächenansicht unter jedem Azimut gleichbleibende und zwar hohe (der Wirksamkeit des maximalen Brechungsindex in Richtung der optischen Achse entsprechende) Lichtbrechung (starke Konturierung), die andere dagegen einen Wechsel der Lichtbrechung je nach der Stellung des Scleriten zur Schwingungsebene des Polarisators: geht die Längsrichtung ihr parallel (Abb. 44 a), so ist die Konturierung der beiden Hälften gleichmäſzig, indem die in Kantenansicht nun mit höchster Lichtbrechung wirksam ist (ordentlicher Strahl tätig); steht sie aber senkrecht zu ihr (Abb. 44 b), so macht sich die Hälfte in Kantenansicht durch erheblich geringere Lichtbrechung (schwache Konturierung) bemerkbar (auſzerordentlicher Strahl wirksam) und unterscheidet sich so von der anderen in auffallendster Art, wobei zugleich die vorhin fast unsichtbare Zusammensetzungsfläche der beiden Hälften aufs deutlichste zutage tritt.



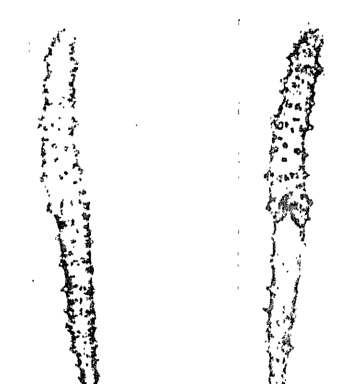
Eva du Bois-Reymond phot.

a *b*

Abb. 43. Zwillingssclerit von Briareum so orientiert, daß die eine Hälfte in Flächen-, die andere in Kantenansicht erscheint. *a)* in Orthogonalstellung: Die Hälfte in Flächenansicht (stets gleichbleibend) hell, die andere ausgelöscht; *b)* in Diagonalstellung: beide Hälften hell, die schmale zeigt eine Andeutung der Achsenlamelle. Vergr. 100 : 1.

Derartige Zwillingsscleriten entstehen offenbar so, daſz bei der ersten Abscheidung der Kalk in der Bildungszelle als Zwilling (statt

als Einzelkristall) erscheint und der weitere Zuwachs nun entsprechend der einmal festgelegten Stellung der optischen Achsen in den beiden Zwillingshälften erfolgt.



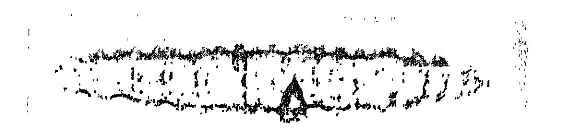
Eva du Bois-Reymond phot.

a *b*

Abb. 44. [illegible] Briareum über dem [illegible]; man beachte die breite Hälfte (Flächenansicht) und schmale (Kantenansicht) des Scleriten (die letzte mit Andeutung des Achsenfadens), *a)* Längsachse des Scleriten parallel zur [illegible] ri[illegible]ators: [illegible] Hälften (die schmalere Hälfte erscheint etwas dunkler, weil das Licht in ihr eine dickere Schicht durchläuft); *b)* Längsachse des Scleriten senkrecht zur Schwingungsrichtung des Nicols: die Hälfte in Flächenansicht hat die gleiche hohe Lichtbrechung beibehalten, die in Kantenansicht ist schwach lichtbrechend geworden; zugleich tritt infolge der verschiedenen Brechkraft beider Hälften ihre Zusammensetzungsfläche aufs deutlichste hervor. Vergr. etwa 100 : 1.

Gelegentlich finden sich auch *Briareum*scleriten mit **Einsprenglingen von anormaler Achsenlage**. Sie geben sich, über dem Polarisator allein untersucht, durch ihre abweichende Lichtbrechung (Abb. 45), zwischen gekreuzten Nicols durch andere Auslöschung zu erkennen. Diese Einsprenglinge gehen von der Achse des Scleriten aus und erweitern sich nach außen hin kegelförmig. Formanomalieen bedingen die Einsprenglinge nicht; vielmehr fügen sie sich so genau ihrer Umgebung ein, daß man etwa den Eindruck einer Ausbesserung des Scleriten nach einer erlittenen Beschädigung gewinnen könnte. Augenscheinlich wird also der Einfluß kleiner desorientierter Anteile auf die Formgebung durch das Übergewicht umfangreicher „normaler" Teile unterdrückt.

Wie die Scleriten von *Briareum* erweisen sich auch die anderer — aber nicht aller — Briareiden, z. B. die ähnlich geformten von *Erythropodium marquesarum* und *Solenopodium stechei*, als Biokristalle. Die Scleriten von *Erythropodium caribaeorum* sind „Sechser", Stäbchen von **kreisförmigem** Querschnitt, die an jedem Ende drei unter gleichen Winkeln gegeneinander ausstrahlende Äste tragen und zwar derart, daß die Äste der einen Seite mit denen der anderen Seite alternieren,



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 45. Sclerit von Briareum (in Kantenansicht) mit zwei Einsprenglingen, die durch abweichende Lichtbrechung hervortreten, über dem Polarisator allein. Vergr. 50 : 1.

sodaſz also ihre Verteilung im Raum einigermaſzen an die Lage der Flächen bei einem Kalkspatrhomboeder erinnert.[1]) Auch diese Kalkkörper sind Biokristalle; bei ihnen liegt die optische Achse, wie es bei ihren eigenartigen morphologischen Symmetrieverhältnissen kaum anders zu erwarten war, in Richtung des Hauptstammes. (Wegen weiterer Einzelheiten muſz auf die S. 102 zitierte Arbeit verwiesen werden.)

ABSCHNITT IV

DIE STACHELN DER SOLENOGASTREN[2])

Die Haut der wurmförmigen Solenogastren, die mit den Käferschnecken (Chitonen) zusammen die Gruppe der Urmollusken (Amphineuren) bilden,[3]) ist stets mit Kalkstacheln bewehrt. Diese sitzen entweder als (gewöhnlich) abgeflachte Nadeln in einfacher Lage einer dünnen Kutikula auf, oder sind (meist) als Hohlstacheln in vielen Schichten einer dicken eingelagert. Nach Ansicht der neueren Beobachter entsteht in der Regel jeder Stachel in einer Zelle des einschichtigen Epithels, die ihn später als Kappe umhüllt. Bei Formen mit dickerer Kutikula verliert der Stachel allmählich seinen Zusammenhang mit dem Epithel und gerät in die Kutikula hinein; in anderen Fällen wird er zwar auch nach auſzen vorgeschoben, bleibt aber durch eine stielartige Verlängerung der Kappe in Verbindung mit seinem Mutterboden.

Über die Beschaffenheit des Kalkes ist nicht viel mehr bekannt, als daſz es sich um kohlensauren Kalk handelt, der teils *(Chaetoderma* nach Graff) in eine organische Grundlage eingelagert, teils *(Neomenia)* rein abgeschieden werden soll. Wir werden sehen, daſz der Kalk in kristallinischer Form vorliegt. Leider reichte mein Material nicht aus, um mit Sicherheit die Meigenschen Reaktionen anstellen zu können. Bei *Chaetoderma canadense* und *Rhopalomenia aglaopheniae* fiel bei Behandlung mit Mohrschem

1) Bereits Koelliker (Icones histologicae, Bd. II, Leipzig 1865) glaubte die Sechser als unvollkommen ausgebildete Kalkspatrhomboeder betrachten zu können, obwohl ihm ihr optisches Verhalten unbekannt war. 2) Zur allgemeinen Orientierung vgl. H. Simroth, Amphineuren und Scaphopoden, Mollusca, Bd. 3, Abt. I in Bronns Klass. u. Ordn. des Tierreichs; H. F. Nierstraß, Die Amphineuren, Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I, Jena 1909, S. 239. 3) Sie unterscheiden sich von jenen u. a. durch den Mangel von Schalenplatten, daher auch Aplacophoren genannt.

Salz ein mehr gelber Niederschlag aus, was für Calcit spricht, bei *Proneomenia sluiteri* dagegen ein entschieden grüner wie bei Aragonit. Da die Reaktion bei der Kleinheit der Stacheln mit der im ganzen zerriebenen Kutikula ausgeführt werden mußte, ist ein Einfluß der organischen Masse auf das Ergebnis nicht ganz ausgeschlossen. Auch die optischen Befunde sind nicht eindeutig (s. u.) für die Entscheidung zwischen Calcit und Aragonit.

Die Stacheln aller von mir untersuchter Solenogastrenarten,[1]) die mir größtenteils durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Professer Dr. H. F. Nierstrasz in Utrecht zugänglich wurden, verhalten sich optisch wie Einzelkristalle, und da bei ihnen zugleich Form und optische Symmetrie in geregelter Beziehung stehen, so müssen sie als Biokristalle gelten; von den bisher besprochenen unterscheiden sie sich durch ihre Entstehung in Epithelzellen. Bei Drehung des Objekttisches um 360° werden die Solenogastrenstacheln zwischen gekreuzten Nicols viermal hell und dunkel. Die Auslöschung erfolgt stets nach der Länge des Stachels, und auf diese Richtung bezogen erweisen sich die (dünneren) Stacheln bei Untersuchung mit der Gipsplatte als negativ (sinkende Farben unter + 45°). Dickere Stacheln prüft man am besten über dem Polarisator allein: parallel seiner Schwingungsrichtung erscheinen sie schwächer lichtbrechend; die Länge des Stachels entspricht also der Schwingungsrichtung der schneller sich fortpflanzenden Lichtkomponente. Querbruchstücke von Stacheln *(Proneomenia)*, bei denen morphologische und Mikroskopachse parallel gehen, blieben zwischen gekreuzten Nicols unter allen Azimuten dunkel (bezw. gleich hell), woraus zusammen mit den bereits genannten Beobachtungen folgte, daß das Material einachsig ist, und zwar die optische Achse mit der Stachelachse zusammenfällt.[2]) Sind die Stacheln wie öfter gekrümmt, so gilt dieser Satz natürlich nur angenähert; in solchen Fällen stellt aber ein durch die Stachellänge in der Krümmungsebene gelegter Schnitt einen optischen Hauptschnitt dar; wenigstens erweist sich bei den abgeflachten und mit ihrem freien Ende gegen den Körper zu gebogenen Stacheln von *Chaetoderma* die Medianebene des bilateralen Gebildes zugleich als ein optischer Hauptschnitt.

Die vorgenannten optischen Feststellungen (Einachsigkeit) würden für Calcit sprechen. Sie stehen aber im Gegensatz zum Ausfall der Meigenschen Reaktion bei *Proneomenia* (s. o.). Auch war mir

1) Chaetoderma nitidulum Lov., Ch. canadense Nierstr., Neomenia carinata Tullb., N. grandis Thiele, Proneomenia sluiteri Hubr., Rhophalomenia aglaopheniae (Kow. et Mar.). 2) Achsenbilder konnte ich bei der Kleinheit der Stachelquerschnitte nicht wahrnehmen.

sehr auffallend, daſz der Brechungsindex des flach liegenden Stachels von *Chaetoderma* für die in seiner Länge schwingende Lichtkomponente fast der des Balsams (1.54) gleich ist. Nun beträgt die Lichtbrechung des Aragonits für den senkrecht zur Achsenebene durchgehenden und in der I. Mittellinie schwingenden Strahl 1.53, während die Hauptbrechungsindices des Kalkspats (1.659 u. 1.487) sich wesentlich von dem des Balsams unterscheiden. Sollten demnach die Solenogastrenstacheln aus Aragonit bestehen, so würde die I. Mittellinie der Länge des Stachels, die Achsenebene seiner Abflachung entsprechen, also auch bei zweiachsiger Beschaffenheit eine festgelegte Beziehung zwischen der optischen und der morphologischen Symmetrie gegeben sein, wie sie einem Biokristall zukommt.

Im einzelnen ist aus den Beobachtungen noch folgendes hervorzuheben. Die soliden, abgeplatteten, proximal abgerundeten, distal zugeschärften, auf der Auſzenfläche durch einen Kiel verstärkten, oft leicht gegen den Körper hin gebogenen Stacheln von *Chaetoderma* zeigen eine feine Längs- und Querstreifung, welch letzte durch Säurewirkung verdeutlicht wird (Graff) und offenbar den allmählichen Längenzuwachs angibt. Diese Strukturen und die Kiellinie verschwinden, wenn der in Balsam befindliche Stachel, über dem Polarisator allein untersucht, seiner Schwingungsrichtung parallel geht, treten dagegen deutlich hervor, wenn der Objekttisch um 90^{0} gedreht wird. Zwischen gekreuzten Nicols bieten die Stacheln bei Flächenansicht in Diagonalstellung einen überaus prächtigen Anblick dar, indem der Kiel in höherer Interferenzfarbe erscheint als der dünnere Rand; leuchtete der letzte etwa in Gelb I. O. auf, so gab der Kiel Blaugrün II. O. oder noch höhere Farbe.

Die Spicula der *Neomenia*-Arten, die ich untersuchen konnte, waren teils rinnenförmig, teils mit lanzenartig verbreiterter und zugleich löffelartig ausgehöhlter Spitze versehen. Auch diese verwickelter gebauten Stacheln löschen ganz gleichmäſzig aus und ebenfalls hier kennzeichnet ein Schnitt durch die Medianebene die Schwingungsrichtung der schneller sich fortpflanzenden Lichtkomponente. Die in die kräftige Kutikula eingelagerten, meist soliden, an der Basis quer abgestutzten, im Querschnitt elliptischen Nadeln von *Proneomenia,* die gleich denen von *Chaetoderma* Längs- und Querstreifung erkennen lassen, sind so dick, daſz sie nur am Rande und am zugespitzten Ende Interferenzfarben zwischen gekreuzten Nicols geben, im wesentlichen in Weiſz höherer Ordnung aufleuchten. *Rhopalomenia* besitzt beiderseits zugespitzte hohle Stacheln in der Kutikula. Der Hohlraum prägt sich auch in polarisiertem Licht durch die Senkung der Interferenzfarbe in seinem Bereich aus; im übrigen entspricht das optische

Verhalten dieser Nadeln durchaus den eingangs gekennzeichneten allgemeinen Regeln.

Die vorstehenden Prüfungen dürften hinreichen, um den Stacheln aller Solenogastren Biokristallcharakter zuzusprechen. Schon hier sei darauf hingewiesen, daſz die bei rein morphologischer Betrachtung mit den Solenogastrenstacheln wohl homologen Schalenstacheln der Chitonen, der zweiten Gruppe der Urmollusken, sich in ihrem optischen Verhalten dadurch wesentlich von jenen unterscheiden, daſz sie Kristallaggregate (und zwar von Aragonit) sind. —

Überblicken wir nochmals das Allgemeinste unserer Ergebnisse über die Biokristalle. Ihrem Feinbau nach sind sie echte Kristalle: ihre Atome befinden sich in Raumgitterstellung. Trotzdem mangelt ihnen die damit verknüpfte Kristallgestalt. Der Zustrom des Baumaterials wird nämlich beim wachsenden Biokristall nicht allein durch die vektoriellen Kräfte seiner Molekeln bestimmt, wie bei einem in seiner Mutterlauge befindlichen Kristall, sondern vom Zellplasma geregelt. Damit treten auch Strukturen am Biokristall auf, die nichts mit seinem Feinbau zu schaffen haben, sondern die Etappen dieses durch auſzerkristallinische Kräfte geleiteten Wachstums angeben (Wachstumsschichtung der Schwammnadeln u. dgl.). Nur in einzelnen Fällen macht sich die vektorielle Beschaffenheit des Materials im Wachstum des Biokristalls bemerkbar, und es kommt dann zu einem Kompromiſz zwischen diesem und dem Gestaltungsbestreben des Plasmas: Kristalltracht und organische Form durchdringen sich gewissermaſzen.

ANHANG

DIE SPICULA DER BRACHIOPODEN

Bei vielen Testicardines unter den Brachiopoden finden sich im Bindegewebe Spicula aus kohlensaurem Kalk, meist als mehr oder oder minder reichlich verästelte Gebilde, oft auch als durchlöcherte Platten, die im allgemeinen kleine Spitzchen oder Dörnchen tragen. Sie kommen in der Körperwand, im Mantel und besonders im Armapparat vor und bewirken eine bedeutende Verfestigung dieser Teile.[1]) Über ihre Entwicklung ist nur so viel bekannt, daſz an ihrer Oberfläche nach van Bemmelen[2]) in gröſzerer Anzahl Zellen vorkommen, die als ihre Bildner gelten; die Spicula entstehen also wohl in einem Syncytium.

1) Vergl. Blochmann, Handwörterb. der Naturw. Bd. II (1912) Jena, S. 145.
2) Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardinia, Jen. Zeitschr. f. Naturw., Band 16 (1883), S. 88.

Die polarisationsmikroskopische Untersuchung dieser Spicula bei *Liothyrina (= Terebratula) vitrea* ergab mir, daſz jedes sich optisch wie ein einheitlicher Calcitkristall verhält, daſz aber eine ausnahmslos bestimmte Beziehung zwischen der Gestalt und der Lage der optischen Achse nicht besteht.

Form und Ausmaſz der Spicula wechselt nach den verschiedenen Körperstellen sehr beträchtlich. Von kleineren und gröſzeren in der Regel wenigstens mit Dornen, oft aber mit Fortsätzen versehenen Nadeln finden sich zahlreiche Übergänge zu hirschgeweihartig verästelten Gestalten, die ihre volle Entfaltung in Platten von rundlichem Umriſz erreichen, bei denen von einem mittleren Punkte mehrere Hauptäste ausgehen, die sich vielfach gabeln und schlieſzlich mit dornartig zugespitzten Ausläufern endigen (Abb. 46). Dabei vollzieht sich die Verzweigung ganz überwiegend in einer Ebene, wodurch die plattenähnliche Gestalt zustande kommt, die gelegentlich noch dadurch besonders betont wird, daſz die einzelnen Äste zu Gitterplatten miteinander verschmelzen. Der Querschnitt der Nadeln oder der Äste ist stets abgerundet; eine feinere Struktur konnte ich an der Masse der Spicula nicht feststellen; der Bruch erfolgte in glatter Fläche.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 46. Kalkkörper eines Brachiopoden (Liothyrina vitrea). Vergr. 40 : 1.

Bei diesen plattenartigen Spicula steht die optische Achse häufig senkrecht zu ihrer Fläche. Das äuſzert sich nicht nur darin, daſz solche Spicula in Flächenansicht, über dem Polarisator allein untersucht, unter allen Azimuten gleiche und zwar hohe Lichtbrechung aufweisen, bezw. zwischen gekreuzten Nicols unverändert geringe Helligkeit darbieten, sondern auch in den prachtvollen negativ einachsigen Bildern, die das Konoskop ergibt; sie stehen im allgemeinen zentrisch in seinem Sehfeld. Doch kommen Abweichungen

von dieser Achsenlage vor, die so weit gehen können, daſz die optische Achse annähernd in der Ebene der Platte liegt, was sich durch starken Wechsel der Lichtbrechung über dem Polarisator allein, bezw. Auslöschung zwischen gekreuzten Nicols und Mangel des Achsenbildes ankündigt. [1]) Auch die nadelförmigen Spicula zeigen keine feste Beziehung zwischen der Lage der optischen Achse und der morphologischen Konfiguration.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr. F. Blochmann in Tübingen konnte ich noch bei weiteren Formen die Spicula untersuchen und zwar zunächst bei *Terebratulina cancellata, T. caput serpentis, T. valdiviae, T. crossei, T. septentrionalis* und *T. japonica*. Auch hier bestätigten sich die bei *Liothyrina* gemachten Erfahrungen: die optische Achse steht annähernd senkrecht zur Fläche der plattenförmigen Kalkkörper. Wenn man beim Verschieben des Präparats von einem Spiculum zum benachbarten übergeht, so sieht man den Achsenaustritt im Sehfeld des Konoskops sich sprungartig hin- und herbewegen; doch geht er nur selten aus dem Bereich eines Objektivs von der numerischen Apertur 0,80 hinaus.

Bei *Megerlia truncata* stellen die Kalkkörper geschlossene Platten dar, die, wie Knochen durch ihre Nähte, mit zackigen Rändern in einander verfugt sind. Es fand sich nun eine Platte, die nicht aus einem sondern aus zwei Kristallindividuen bestand, die verschiedene Auslöschung zeigten: Zwillingsplatte. Die beiden ziemlich gleich groſzen Anteile der Platte waren durch eine feinzackige, in Krümmungen hin- und herlaufende Naht gegeneinander abgegrenzt, welche sich durch ihre gesamte Erscheinung sicher von den Sprüngen unterscheiden lieſz, die infolge der Präparation leicht in den spröden Kalkkörpern entstehen.[2]) Konoskopische Untersuchung der beiden An-

1) F. Blochmann (Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Brachiopoden, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90 (1908), S. 596) erwähnt, daß sich gelegentlich Spicula finden, die sich vor den übrigen durch auffallend blasse Beschaffenheit auszeichnen (a. a. O. S. 600). Es handelt sich gemäß dem hier Gesagten um solche, bei denen die optische Achse in der Ebene des Sehfeldes liegt, die also bei Untersuchung mit dem gewöhnlichen Mikroskop in einem Brechungsindex erscheinen, der eine Gesamtwirkung des größten (= des ordentlichen Strahles) und des kleinsten (= des außerordentlichen) darstellt, also hinter dem größten in Richtung der optischen Achse zurückbleiben muß. 2) Da beim Entstehen von Sprüngen gewöhnlich eine leichte Verlagerung der Bruchstücke gegeneinander eintritt, was zu einer ungleichmäßigen Auslöschung der ehemals einem Spiculum angehörigen Stücke führt, so muß man sich nicht verleiten lassen, aus derartigen Vorkommnissen auf einen aus mehreren Kristallindividuen zusammengesetzten Kalkkörper zu schließen. Untersuchung der Bruchlinie bei stärkerer Vergrößerung und Prüfung der nur um ein geringes veränderten Lage der optischen Achse in den Stücken bewahrt vor solchen Irrtümern.

teile der Zwillingsplatte ergab, daſz in dem einen die optische Achse senkrecht zur Plattenebene stand, in dem anderen dagegen annähernd in der genannten Ebene lag; möglicherweise handelt es sich um eine Zwillingsbildung nach der Rhomboederfläche. Orthoskopisch betrachtet behielt die eine Hälfte zwischen gekreuzten Nicols unter allen Azimuten gleiche und zwar geringe Helligkeit, die andere dagegen leuchtete bei der Drehung des Präparates um 360 ⁰ viermal auf und löschte in den Zwischenstellungen aus; und über dem Polarisator allein geprüft, blieb die erste beim Drehen des Objekttisches unverändert stark lichtbrechend, die zweite zeigte Wechsel zwischen hoher und geringerer Lichtbrechung. Auch sah ich Platten mit keilförmigen Segmenten, die eine vom gröſzeren übrigen Teil des Kalkkörpers abweichende Achsenlage besaſzen, ja selbst eine Platte, die aus vier Kristallindividuen zusammengesetzt war, begegnete mir. Es verdient hervorgehoben zu werden, daſz solche kristallographisch abnormen Kalkkörper k e i n e Störungen der Form darbieten; dadurch unterscheiden sie sich grundlegend von den Zwillingsscleriten von *Briareum* (s. S. 105), bei denen im allgemeinen ein von der Regel abweichender Kristallisationsprozeſz Miſzbildungen hervorruft. Da aber den aus e i n e m Kristallindividuum bestehenden Brachiopodenspicula eine strenge Beziehung zwischen der morphologischen Konfiguration und der Lage der optischen Achse fehlt, so wird ohne weiteres verständlich, daſz eine Zusammensetzung eines Kalkkörpers aus mehreren Einzelkristallen nicht notwendig seine Verbildung herbeiführen muſz.

Auch bei *Kraussina rubra* fand ich unter den spärlich verästelten hirschgeweihförmigen Scleriten nicht wenige, die aus 2—5 Kristallindividuen zusammengesetzt waren. Die Verbindung der Stücke erfolgte in aufgerauhter Fläche, die auf der Oberfläche des Scleriten als zackige Grenzlinie erschien. Durch Wahl eines geeigneten Azimuts — derart, daſz in beiden Hälften der dem ordentlichen Strahl entsprechende hohe Brechungsindex zur Wirkung kommt — konnte an Zwillingen (anscheinend nach der Rhomboederfläche) bei Betrachtung über dem Polarisator allein die Grenzfläche der beiden Anteile ganz zum Verschwinden gebracht werden, während sie bei einer Drehung des Objekttisches um 90 ⁰ in schärfster Abbildung hervortrat. Bei Kalkkörpern, die aus noch mehr Kristallindividuen zusammengesetzt waren, vereinigten sich die Teilstücke entweder annähernd im Mittelpunkt des Spiculums, was auf eine im Anfang seiner Entstehung erfolgte Verwachsung mehrerer Einzelkristalle hinweist, oder aber die verschieden orientierten Kristalle reihten sich in regelloser Weise aneinander, indem an den weiterwachsenden Ästen der neu ausgeschiedene Kalkspat sich in abweichender Achsenlage ansetzte und die neue

optische Orientierung dann dauernd, oder für längere oder kürzere Zeit zur maſzgebenden wurde.

Wir sehen also, daſz die Spicula der Brachiopoden zwar manche Anklänge an Biokristalle nach Entstehung, einheitlichem Kristallcharakter und organismischer Form bieten; aber die für Biokristalle durchaus kennzeichnende, morphologisch festgelegte Lage der optischen Achse fehlt, was z. T. mit der geringen Formkonstanz der hier besprochenen Gebilde zusammenhängen mag.

ZWEITE GRUPPE

SKELETTBILDUNGEN VOM OPTISCHEN VERHALTEN EINES KRISTALLAGGREGATS

Im Gegensatz zu den Biokristallen stehen jene intrazellulär entstandenen kalkigen Skelettbildungen, die sich optisch wie ein Aggregat aus Mikrokristallen verhalten. Die Bauelemente sind in verschiedener aber für die betreffenden Formen charakteristischer Weise angeordnet und geben dementsprechend Erscheinungen der Aggregatpolarisation, die zur Analyse des morphologischen Aufbaues dienen können.

Hierher gehören in erster Linie die als Scleriten oder Sclerodermiten (auch wohl als Spicula) bezeichneten kleinen Kalkgebilde der Oktokorallen[1]) (Alcyonarier, Pennatularier, Gorgonarier). Ähnliche Bildungen treten auch bei einigen Schnecken — Nudibranchiern — und bei gewissen Ascidien auf. Während es sich in den genannten Fällen um eine Entstehung in bindegewebigen Zellen handelt, entwickeln sich die auch in dieser Gruppe untergebrachten Schalenstacheln der Chitonen in Epithelzellen.

ABSCHNITT I

DIE SCLERITEN DER OKTOKORALLEN[2])

Von sehr verschiedener Form und Gröſze (von wenigen Mikra bis über 1 cm) entstehen die Scleriten der Oktokorallen in Bindegewebs-

1) Eine bemerkenswerte Ausnahme, *Briareum* und einige nahestehenden Formen, haben wir bereits früher (S. 102) kennen gelernt. 2) Zur allgemeinen Orientierung über Vorkommen, Form, Entwicklung, biologische und systematische Bedeutung der Scleriten vgl.: W. Kükenthal, Alcyonacea, Pennatulacea (zusammen mit H. Broch), Gorgonaria, Wiss. Ergebn. D. Tiefsee-Exp. Bd. 13, 1. u. 2. Teil, (1906—1919); Versuch eines natürlichen Systems der Oktokorallen, Sitzungsber. Akad. Wiss., Berlin 1920, S. 82; ferner A. Koelliker, Icones histologicae,

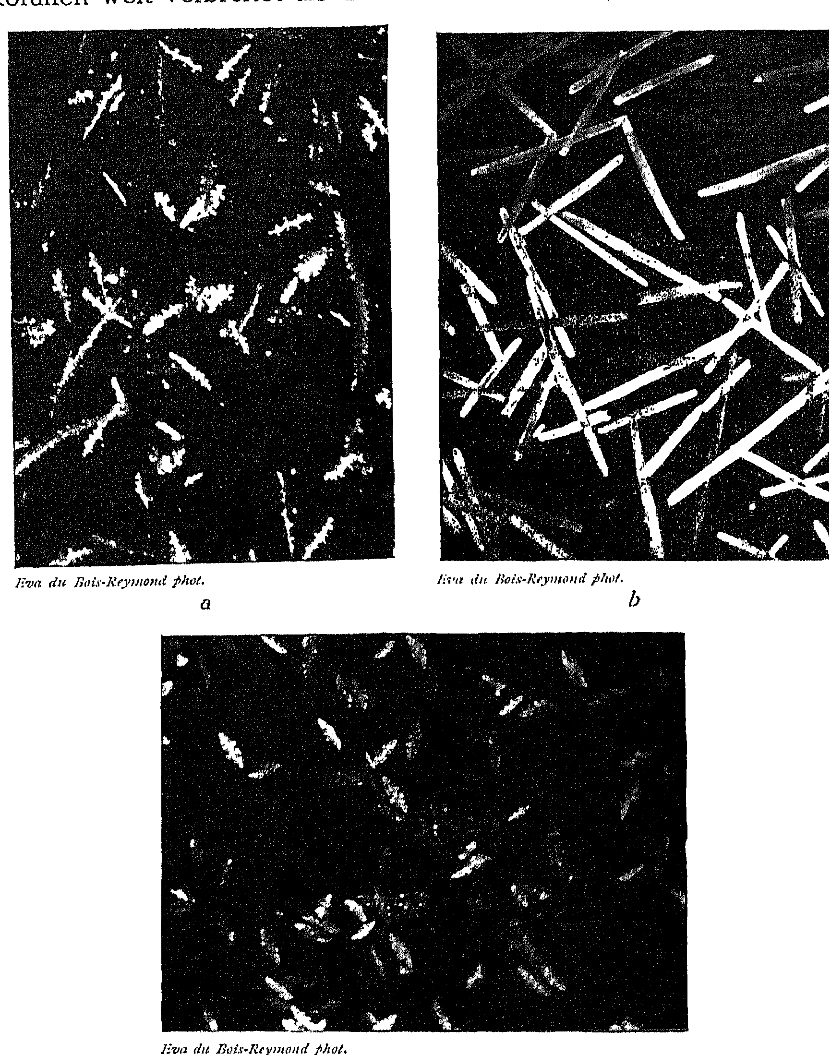
zellen (Mesogloea ektodermalen Ursprungs) und dienen dem Weichkörper zum Schutz und zur Stütze. Oft dauernd isoliert, können sie bei den Gorgonariern durch „Hornsubstanz" (Cornein) oder auch durch Kalk (z. B. bei der Edelkoralle) verkittet werden, die von dem gleichen Gewebe erzeugt sind. Auch bei den Orgelkorallen (Tubiporiden) sollen die Röhren und die sie verbindenden horizontalen Platten aus verschmolzenen Scleriten bestehen. Bei den Helioporiden, denen Scleriten fehlen, ist ein massives aus Lamellen von kristallinischem Kalk bestehendes Gerüst vorhanden, das an das Skelett der Steinkorallen erinnert, aber gleich den übrigen hier genannten Bildungen, mesogloealen Ursprungs ist.[1])

Die freien Scleriten der Oktokorallen verteilen sich nach dem mir verfügbaren Material[2]) in optischer Hinsicht auf drei Haupttypen.

2. Abtl., Leipzig 1866; G. v. K o c h, Die Gorgoniden des Golfs von Neapel, Fauna u. Flora des Golfs von Neapel, XV. Monographie 1887; W. W o o d l a n d, Studies in spicule formation, II Spicule formation in Alcyonium digitatum, Quat. Journ. Micr. Sc., N. S. Vol. 49 (1906) p. 283; s. auch die bei den Kalkschwämmen zitierte Arbeit v. E b n e r s (S. 80, Anmerkung 2).

1) Durch die Verschmelzung der Scleriten kommt es zur Bildung einer S k e l e t t a c h s e, die je nach dem Anteil der verschiedenen eben genannten Baustoffe sehr wechselnd ausfallen kann; früher galt sie als ektodermaler Herkunft (Kutikularbildung); doch hat K ü k e n t h a l (a. a. O.) die vorhin gebrachte Auffassung für die Gorgonarier eingehend begründet. Bei den Pennatulariern liegen bezüglich der Herkunft der Achse ähnliche Verhältnisse vor, nur stammen die mesogloealen Zellen vom Entoderm. Soweit die Achsen rein aus organischer Substanz bestehen, sollen sie uns später noch kurz beschäftigen (s. S. 244). Eine genaue polarisationsmikroskopische Untersuchung der v e r k a l k t e n Achsen, betreffs deren sich bereits bei K o e l l i k e r und K ü k e n t h a l mehrfach die Angabe findet, daß es sich um k r i s t a l l i n i s c h e n Kalk handelt, wäre sehr erwünscht. Nach dem mir vorliegenden Material zu urteilen, bietet das kristallographische Verhalten des Kalkes in den Achsen sehr wechselnde Zustände dar, indem es sich zum Teil um Imprägnierung mit sehr feinkörnigen Kalkmassen handelt (z. B. bei *Thouarella carinata* einem Gorgonarier), zum Teil aber, so z. B. bei dem Pennatularier *Stylatula elegans*, die Achse aus größeren radial angeordneten kristallinischen Kalkgebilden aufgebaut ist, die in Form und Wachstumschichtung an die Prismen gewisser Muscheln erinnern und deren jedes einem einzigen Calcitkristall entspricht (gleichmäßige Auslöschung parallel der Länge). — J. W a l t h e r (Allgemeine Palaeontologie, I. Teil, Berlin 1919, S. 133) möchte annehmen, daß die r a d i a l f a s e r i g e Q u e r s c h n i t t s s t r u k t u r der Achse der eocänischen Pennatulide *Graphularia* durch spätere Umlagerung und Verkalkung erzeugt worden wäre. Demgegenüber glaube ich, daß es sich um ein ähnliches — und also ursprüngliches — Verhalten wie bei *Stylatula* handelt. Damit entbehren auch die von W a l t h e r an seine Auffassung a. a. O. geknüpften Folgerungen betr. des Rostrums der Belemniten der Begründung. 2) Herrn Geh. Rat Prof. Dr. K ü k e n t h a l in Berlin möchte ich auch hier für die freundliche Überlassung von Oktokorallenmaterial zur Scleritenuntersuchung herzlich danken.

Der erste Typus ist in jeder der drei Untergruppen der Oktokorallen weit verbreitet als dünnere oder dickere, an den Enden zu-



Eva du Bois-Reymond phot. a

Eva du Bois-Reymond phot. b

Eva du Bois-Reymond phot. c

Abb. 47. Kalkkörper (Scleriten) von Oktokorallen *a)* von einem Alcyonarier (Alcyonium palmatum), *b)* von einem Pennatularier (Leioptilum sinuosum), *c)* von einem Gorgonarier (Hymenogorgia). Vergr. a 60 : 1, b u. c 40 : 1.

gespitzte oder abgerundete, glatte oder mehr oder minder bedornte und mit Fortsätzen versehene, meist gerade, aber auch gekrümmte Stäbchen von rundlichem, seltener dreikantigem Querschnitt, die

nach ihrer Formgebung zu systematischen Zwecken zahlreiche Sonderbezeichnungen erhalten haben, die wir hier übergehen können. (Beispiele des ersten Typus aus dem von mir untersuchten Material: unter den Alcyonariern *Alcyonium* (Abb. 47a), *Nephthys;* unter den Pennatulariern. *Pennatula, Pteroides, Leioptilum* grofze Scleriten (Abb. 47b); unter den Gorgonariern *Solenocaulon, Anthothela, Iciligorgia, Hymenogorgia* (Abb. 47 c).) Diese Scleriten bestehen durchweg aus nadelartigen, in bezug auf ihre Länge (= Hauptschnitt bezw. opt. Achse) negativen Calcitkriställchen,[1]) die im wesentlichen mit ihrer Längsrichtung parallel zur Scleritenachse geordnet sind.

Morphologisch läfzt sich dieser Aufbau nicht bei allen Formen mit gleicher Leichtigkeit und Sicherheit erbringen, obwohl fast stets Andeutungen davon in längsfaserigem Aussehen, längssplitterigem Bruch und dergl. wahrzunehmen sind. Ein ausgezeichnetes Objekt, um tiefer in den Bau dieser Scleriten einzudringen — schon Koelliker hat sich seiner bedient — sind die riesigen, über 1 cm langen und fadendicken Nadeln von *Pteroides griseum.* Bei vorsichtigem Entkalken nimmt man nicht nur wahr, dafz geringe Mengen organischer Masse zurückbleiben (die Scleriten — und das gilt wohl durchweg — also nicht einzig aus Kalk bestehen), sondern man beobachtet, vor allem gut in polarisiertem Licht, während dieses Vorganges einen Zerfall des Scleriten in feinste (negativ in bezug auf ihre Längsachse) doppelbrechende Nädelchen. Dafz sie in der oben genannten Weise im Scleriten angeordnet sind, erhellt vor allem dann, wenn sie an seinen Enden während des Lösungsvorganges kurze Zeit frei vorstehen, bald allerdings, ganz aus dem Zusammenhang herausgerissen, in der umgebenden Flüssigkeit sich frei bewegen, hier und da im dunklen Sehfeld des Polarisationsmikroskops aufleuchten, um bald gelöst, für immer zu verschwinden.

Einen solchen Aufbau in den wesentlichen Zügen lehrt auch die polarisationsmikroskopische Prüfung [2]) der intakten Scleriten. Schon

1) Die Kalkspatnatur der Scleriten ist leicht mit der Meigenschen Reaktion zu erbringen. 2) Bereits Dana (1846), Queckett (1848), Valentin (1861) haben Scleriten in polarisiertem Licht untersucht. Vor allem wurde ihr kristallinischer Charakter von Koelliker und v. Koch betont; A. Kelly (Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen im Tierreich, Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 35 (1901), S. 429) hat auch einige Beobachtungen an Oktokorallenscleriten angestellt. Die Mitteilung V. v. Ebners (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math. Naturwiss. Kl. Bd. 95, I. Abtl. (1877), S. 137), daß die kurzstäbchenförmigen Kalkkörper von *Melithaea ochracea* sich wie einfache Kristalle verhalten und zwischen gekreuzten Nicols absolut dunkel erscheinen, wenn ihre Längsachse einer Schwingungsebene parallel geht, kann ich nach sorgfältiger Prüfung nicht bestätigen.

die Untersuchung über den Polarisator allein, läſzt aus dem starken, den ganzen (dem Objektträger längs aufruhenden) Scleriten gleichmäſzig betreffenden Wechsel der Lichtbrechung erschlieſzen, daſz hier eine gewisse Orientierung der aufbauenden Mikrokristalle gegeben sein muſz. Stets nämlich erscheinen solche Scleriten in hoher Lichtbrechung (dunkel konturiert), wenn ihre Längsachse sich senkrecht zur Schwingungsrichtung des Polarisators befindet, schwächer brechend aber bei Parallelität dazu. Ein solches Verhalten (als Gesamtwirkung annähernd parallel ausgerichteter Einzelkriställchen) nötigt also, den Hauptschnitt in die Längsachse des Scleriten zu verlegen, was übrigens schon A. Kelly (a. a. O.) für *Pennatula* angibt. Das ist ein bemerkenswerter Gegensatz zu den Biokristallscleriten von *Briareum*, bei denen gerade umgekehrt der Hauptschnitt senkrecht zur Längsrichtung steht (s. S. 105). Bei dieser grundsätzlich verschiedenen Orientierung des Calcits in beiderlei Scleriten ist ausgeschlossen, daſz durch vollkommene Ausrichtung und Parallelverwachsung der Einzelkriställchen mikrokristallinischer Spicula Biokristallscleriten zustandegekommen wären.

Zwischen gekreuzten Nicols zeigen Scleriten des ersten Typus niemals vollkommene Auslöschung, wenn es auch gelegentlich, vor allem bei sehr dünnen geraden und glatten Stäbchen (wie sie z. B. neben anderen bei *Iciligorgia ballini* vorkommen) so scheinen mag. Steht der Sclerit mit seiner Längsachse diagonal zu den Schwingungsrichtungen der Nicols, dann herrscht maximale Helligkeit, parallel zu ihnen maximale, aber nicht vollständige Dunkelheit (s. Abb. 47b und c). Vielmehr kann man mit stärkeren Vergröſzerungen stets erkennen, daſz gewisse Teile des Scleriten mehr oder minder hell geblieben sind, eine Wirkung einzelner Calcitnädelchen, die von der allgemeinen Parallelanordnung etwas abweichen. Sind die Scleriten auch nur wenig gekrümmt, so macht sich ihre zusammengesetzte Natur viel auffälliger bemerkbar, indem jeweils nur der Abschnitt dunkel wird, der sich am meisten der Orthogonalstellung nähert (Abb. 47 a). Manche dickeren Scleriten (Abb. 47 a und b) sieht man in Orthogonalstellung oft von einem längs verlaufenden mittleren Auslöschstreifen durchzogen, der beim Übergang in die Diagonalstellung allmählich verschwindet (z. B. bei *Nephthys, Alcyonium).* Bei solchen Scleriten muſz man annehmen, daſz die Einzelkriställchen von der Achse nach der Oberfläche und zugleich, von der Mitte der Scleriten aus gerechnet, gegen die beiden Enden des Scleriten hin, unter einem, wenn auch oft sehr kleinem Winkel ausstrahlen, sodaſz hier Andeutungen von sphäritischem Bau gegeben sind:

entspricht doch der dunkle Mittelstreifen dem einen Balken eines Sphäritenkreuzes. Derartige Scleriten zeigen auch, über dem Polarisator allein geprüft, einzelne Fortsätze in abweichender Lichtbrechung. Diese Verhältnisse sind insofern bemerkenswert, als sie Übergänge zum zweiten Typus (insbesondere den „Schuppen" der Primnoiden) darbieten, wie sie übrigens auch für eine rein morphologische Betrachtung gegeben sind. Bei sehr massigen Scleriten treten die Erscheinungen in polarisiertem Licht nur mehr undeutlich hervor, und man muß sich hier mit der Prüfung von Bruchstücken begnügen oder Schliffe herstellen.

Schmächtige Scleriten geben in polarisiertem Licht unter ± 45° lebhafte und, entsprechend dem durch die Fortsätze bedingten Wechsel der Dicke, sehr mannigfache Interferenzfarben, stärkere Weiß höherer Ordnung. Bei den ersten findet man, in Übereinstimmung mit dem Befund über den Polarisator allein (s. o.) und an isolierten Nädelchen (s. *Pteroides,* S. 117), steigende Farben, wenn die Längsachse des Scleriten durch die negativen Quadranten geht. Bei dem verwickelten Farbenbild, das reich skulpturierte Scleriten darbieten, wird die Bestimmung des optischen Charakters mittels der Gipsplatte nicht ganz leicht. Dazu kommt noch, daß zahlreiche Scleriten von Natur (gelb, rot, violett) gefärbt sind und ihre Eigenfarbe sich der Interferenzfarbe störend beimengt. Es sei aber nochmals darauf hingewiesen, daß der Kalk in den Fortsätzen, Dornen, Warzen usw. bei den Scleriten des ersten Typus die gleiche oder wenigstens ähnliche Orientierung besitzt wie im eigentlichen Stäbchen (Unterschied gegenüber Typus III).

Durch Zusammenwirken mehrerer Scleroblasten entstehen gesetzmäßige Verwachsungen von Scleriten, die als Zwillinge, Vierlinge und ähnlich bezeichnet werden. Da jedes Teilstück einem Aggregat von nur einigermaßen parallel ausgerichteten Mikrokristallen entspricht, ist es klar, daß diese Benennungen nicht den strengen Sinn haben können wie in der Kristallographie und etwa bei den Zwillingsscleriten von *Briareum.* Nichts destoweniger scheint mir, daß auch hier die kristallinischen Richtkräfte den Anstoß zur Entstehung dieser Verwachsungen geben, indem zunächst 2 oder 4 Calcitnädelchen sich in Zwillingsstellung verbinden und damit die Richtungen für die Angliederung der darauf ausgeschiedenen und einigermaßen parallel angefügten Kriställchen festlegen. Untersucht man etwa einen Vierling, bei dem vier Scleriten zu einem rechtwinkligen Kreuz zusammengefügt sind, über dem Polarisator allein, so bieten beide Kreuzarme mit dem Azimut wechselnde, und zwar in Orthogonalstellung immer gegensätzliche Lichtbrechung dar.

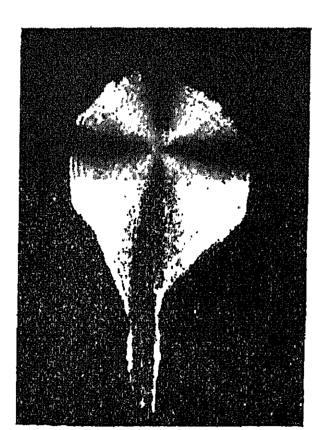
Im zweiten Sclerit entypus sind die Calcitnädelchen ähnlich wie in einem Sphärokristall geordnet. Auch er ist bei allen Gruppen der Oktokorallen vertreten, allerdings in recht verschiedenen und offenbar von einander unabhängigen Modifikationen, von denen nur einige besprochen seien.

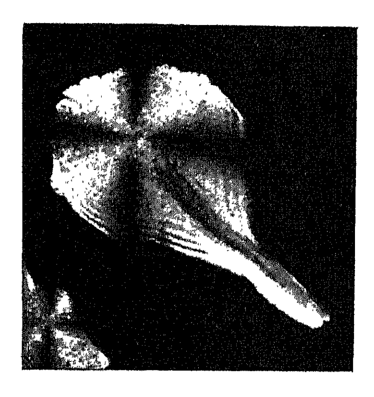


Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 48. Scleriten eines Gorgonariers (Primnoella antarctia). Vergr. 15 : 1.

Bei der Gorgonarierfamilie der Primnoiden (Gattungen: *Primnoella, Thouarella, Stachyodes* u. a.) besitzen die Scleriten überwiegend die Gestalt von rundlichen Scheiben („Schuppen"), die in der unmittelbaren Umgebung der Polypen auf ihrer bewarzten Außenfläche einen erhabenen, distal frei vorragenden Kiel entwickeln können („Kielschuppen"). Ihr sphärokristallinischer Aufbau, der sich schon in gewöhnlichem Licht durch radiäre, von einem wohl markierten Bildungspunkt ausgehende Streifung ankündigt, tritt in polarisiertem durch ein sehr scharf ausgeprägtes Sphäritenkreuz unzweideutig hervor (Abb. 48). Der radialstrahlige Aufbau ist so gleichmäßig, daß beim Drehen des Präparates kaum Verzerrungen des Sphäritenkreuzes eintreten, wenn das Kreuz in immer anderen Teilen des Scleriten erscheint (Abb. 49 a und b). Der optische Charakter des Kreuzes erweist sich über der Gipsplatte als negativ (positive Quadranten in sinkenden Farben), wie es gemäß den früher gemachten Mitteilungen über den Charakter der einzelnen Nadeln





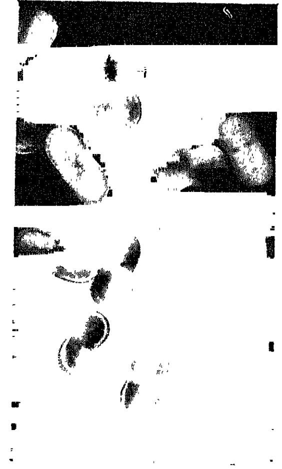
E. Leitz, Wetzlar, phot.

a b

Abb. 49. Scleriten eines Gorgonariers (Thouarella carinata), *a)* parallel, *b)* diagonal zu den Schwingungsrichtungen der Nicols. Vergr. 160 : 1.

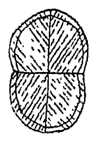
(negativ in bezug auf ihre Längsrichtung, S. 117) nicht anders zu erwarten ist. Da sich die Schuppen nach dem Rande zu verdünnen, sind sie von Interferenzstreifen eingesäumt, die, zum Zentrum ansteigend, drei bis vier Ordnungen durchlaufen können. Die Farbgebung wird dadurch noch prächtiger, daſz die Warzen als Verdickungen der allgemeinen Schuppenfläche in einem von ihrer Umgebung abweichenden Ton erscheinen; im übrigen stimmen sie in bezug auf die optische Orientierung mit ihrer Unterlage überein (s. folg. Absatz).

Über dem P o l a r i s a t o r a l l e i n untersucht, läſzt ein Schuppensclerit gemäſz der radialen Anordnung seiner Bauelemente in seinen verschiedenen Teilen den Wechsel der Lichtbrechung mit einem Male überschauen, wie er sonst nur durch Drehen eines stäbchenförmigen Scleriten nacheinander vorgeführt werden kann. Die Erscheinungen sind besonders deutlich an den aufgesetzten Dornen zu beobachten: in dem Durchmesser senkrecht zur Schwingungsrichtung des Polarisators und seiner nächsten Umgebung sind die Dornen dunkel konturiert, in dem dazu gekreuzten Durchmesser aber matt.



Eva du Bois-Reymond phot.

a

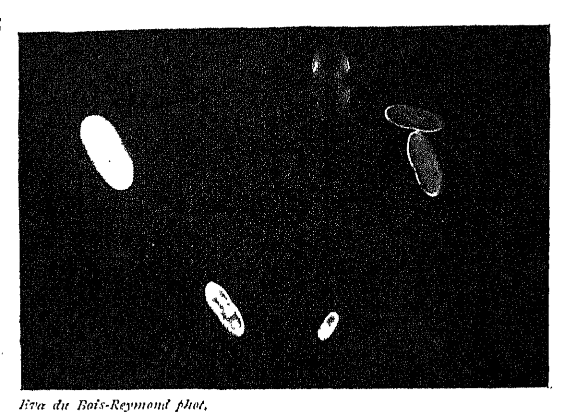


b

Abb. 50. Scleriten eines Pennatulariers (Scytalium martensii) *a)* Vergr. 200 : 1; *b)* Skizze eines Vierlingsscleriten in gewöhnlichem Licht. Vergr. 350 : 1.

Während die Scleriten der Primnoiden mancherlei Übergänge zu denen des ersten Typus darbieten, finden sich solche nicht bei den nunmehr zu besprechenden. Die kleinen bisquitförmigen Scleriten des Pennatulariers *Scytalium* (Abb. 50), dünne Scheiben mit verstärktem Rand, zeigen in gewöhnlichem Licht nur undeutliche Anzeichen von sphärokristallinischem Bau. Zwischen gekreuzten Nicols dagegen wird der Sclerit in Orthogonalstellung von einem symmetrischen dunklen Kreuz durchsetzt (Abb. 50 a, Sclerit unten Mitte). Geht man von dieser Lage zur Diagonalstellung über, so öffnet sich das dunkle Kreuz in der Mitte und seine Hälften weichen nach entgegengesetzten Seiten fortschreitend auseinander (Abb. 50 a, Sclerit unten links), bis sie unter ± 45 ° ganz verschwunden sind und der Sclerit (abgesehen vom verdickten Rand) fast ganz gleichmäſzig hell, bezw. gefärbt ist (Sclerit am rechten Rand oben). Die Erscheinung erklärt sich so, daſz die aufbauenden Calcitnadeln nicht um einen Punkt herum wie die Radien eines Kreises angeordnet sind, sondern etwa von einer Linie

ausstrahlen, die der Querachse des Bisquits entspricht, sodaſz die Mehrzahl der Nadeln annähernd in der Längsachse des Scleriten verläuft; diese Calcitnädelchen sind für die Erscheinung in der Diagonalstellung ausschlaggebend, zumal dann auch die von den Enden der eben genannten Linie seitlich ausgehenden Nädelchen sich in Diagonalstellung befinden. Demgemäſz sieht man bei eingelegter Gipsplatte Rot I. O. nur in der Orthogonalstellung des Scleriten ein negatives Sphäritenkreuz, während unter + 45° der Sclerit fast gleichmäſzig sinkende, unter — 45° aber steigende Farben annimmt.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 51. Scleriten eines Pennatulariers (Leioptilum sinuosum). Vergr. 140 : 1.

Gelegentlich findet man bei *Scytalium* Scleriten von Vierlingscharakter, indem in der Mitte, entsprechend der Einschnürung im Bisquit, eine deutliche Trennungslinie auftritt, ferner eine zweite senkrecht zu dieser, also längs der groſzen Achse des Scleriten. Gemäſz den Erscheinungen in polarisiertem Licht muſz man eine Nadelanordnung erschlieſzen, die an einen Durchkreuzungszwilling erinnert, indem die Nädelchen in jedem Viertel parallel und zwar unter 45° zu den Achsen des Bisquits verlaufen, sodaſz gegenüberliegende Quadranten gleichsinnige Nadelanordnung aufweisen (Abb. 50 b).

Ähnliche Erscheinungen in polarisiertem Licht wie den Scleriten von *Scytalium*, kommen auch den kleinen mehr walzenförmigen Kalkgebilden von *Leioptilum*, einer systematisch nahestehenden Form, zu (Abb. 51). Da hier die Ordnung der Calcitnädelchen überwiegend parallel zur Längsachse der Scleriten erfolgt (wie auch aus Abb. 194, S. 392 bei Kükenthal-Broch hervorgeht), sind die Sphäritenkreuze in Orthogonalstellung sehr undeutlich.

Bei dem Pennatularier *Lituaria phalloides* (Abb. 52 a) besteht jeder Sclerit aus zwei überhalbkugeligen Segmenten mit konzentrischer Schichtung und radiärer Streifung, die in fast ebener Grenzfläche aneinander gefügt sind (vgl. Abb. 52 b). Meist legen sich diese Gebilde so dem Objektträger auf, daſz die beiden Hälften zugleich sichtbar

sind (Seitenansicht). Steht alsdann die Längsachse des Scleriten orthogonal, so tritt ein dieser Richtung entsprechender medianer Aus-

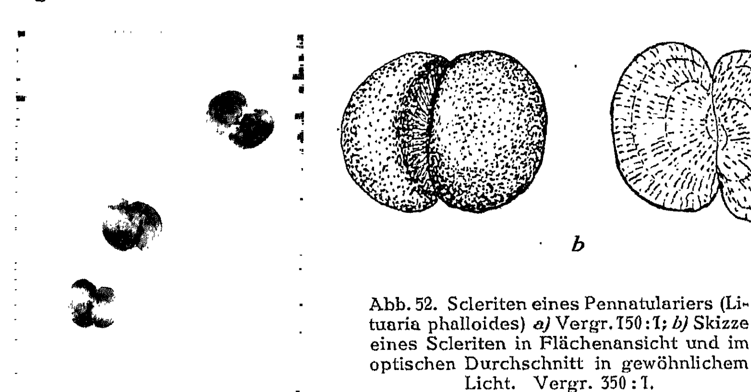
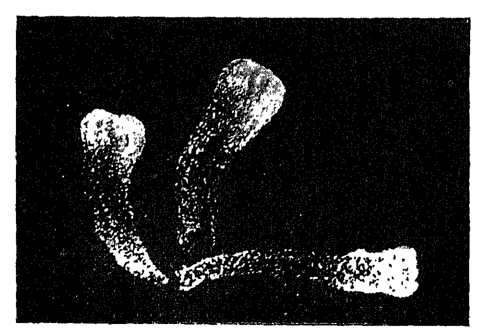


Abb. 52. Scleriten eines Pennatulariers (Lituaria phalloides) *a)* Vergr. 150 : 1; *b)* Skizze eines Scleriten in Flächenansicht und im optischen Durchschnitt in gewöhnlichem Licht. Vergr. 350 : 1.

löschungsstreifen auf; beim Drehen des Präparates wandert er, um in Diagonalstellung ganz zu verschwinden (Abb. 52 a). Beim Aufblick auf eine der beiden Halbkugeln zeigt sich ein negatives Sphäritenkreuz. Die Notwendigkeit dieser Erscheinungen folgt aus dem skizzierten Aufbau (Abb. 52 b).

Noch etwas verwickelter sind die Verhältnisse bei den winzigen Scleriten des Alcyonariers *Xenia quinqueserta* (vgl. Abb. 53a), elliptischen dicken Scheiben mit abgerundetem Rand, deren feinerer Aufbau aus den beigefügten Skizzen (Abb. 53 b) zu entnehmen ist. Ihr Verhalten wechselt je nach der Ansicht, die sie dem Beschauer darbieten. Wird die Scheibe von der Kante gesehen — man berücksichtige die Skizze Abb. 53 b rechts — so löscht sie in Orthogonalstellung zu den Polarisationsebenen aus, erreicht in Diagonalstellung maximale Helligkeit und erweist sich bei eingeschobener Gipsplatte als positiv in bezug auf ihren langen Durchmesser; da aber die Nadeln überwiegend senkrecht zum



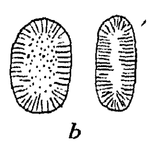
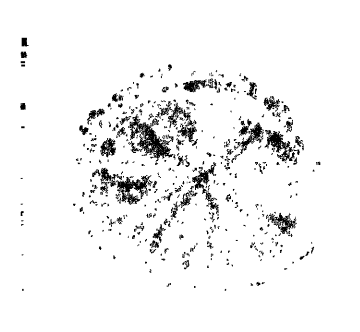


Abb. 53. *a)* Drei Polypen eines Alcyonariers (Xenia quinqueserta). Die Scleriten in ihnen hell aufleuchtend. Vergr. 12 : 1. *b)* Sclerit in Flächen- und in Kantenansicht im gewöhnlichen Licht. Vergr. 350 : 1.

genannten Durchmesser stehen, ist ihr Charakter, wie stets bisher festgestellt, negativ in bezug auf ihre Achse. Scleriten in Flächenansicht — vgl. Abb. 53 b links — bleiben bei genauer Orientierung und abgesehen von der Randpartie unter allen Azimuten dunkel; schräg gelagerte geben undeutliche Sphäritenkreuze.

Der dritte Typus wird durch die Scleriten des Gorgonariers *Eunicea* (und seiner Verwandten) dargestellt. Äußerlich erinnert er in hohem Grade an die Biokristallscleriten von Briareum einerseits und an manche zum ersten Typus gehörige Formen andererseits, indem es sich um kräftige Spindeln von rundlichem Querschnitt und mit zugespitzten Enden handelt, die über und über mit zackigen Warzen bedeckt sind. In gewöhnlichem Licht erkennt man an ihnen — in toto — eine längsfaserige Struktur. An Längsschliffen (Abb. 54 a), wie solche bereits Koelliker (a. a. O.) untersucht hat, stellt man aber fest, daß jede Warze sich als gerades oder leicht gekrümmtes Stäbchen ins Innere des Scleriten fortsetzt und zwar bis zu seiner Achse reicht. Diese Stäbchen durchbrechen schroff den längsfaserigen Aufbau des Scleriten und zeigen, wenn auch nur sehr undeutlich, eine Faserung parallel zu ihrer eigenen Längsachse. An der übrigen Masse des Scleriten nimmt man im Längsschliff eine Schichtung parallel dem Scleritenumriß wahr. Der Querschliff ergibt ein entsprechendes Bild (Abb. 54 b); die Stäbchen strahlen, gelegentlich sich gabelnd, von seiner Mitte allseits zum Rande aus und endigen

a



Eva du Bois-Reymond phot.

b

Abb. 54. Teil eines Längsschliffes — *a* — und Querschliff — *b* — durch einen Scleriten von Eunicea tournforti. Vergr. 80 : 1.

in den vorspringenden Warzen, die vorher erwähnte Längsstreifung kehrt auf dem Querschnitt als konzentrische wieder, was zusammengenommen, einen lamellären Aufbau des Scleriten dartut.

Zwischen gekreuzten Nicols zeigt ein Längsschliff durch einen *Eunicea*scleriten gröſzte Helligkeit unter ± 45 °; in Orthogonalstellung aber löscht ein groſzer Teil seines längsgefaserten Anteiles aus, die Fortsetzungen der Warzen dagegen treten aufs deutlichste zutage (Abb. 54 a). Gemäſz Prüfung mit der Gipsplatte ist der optische Charakter der längsfaserigen Masse negativ in bezug auf die Faserung, in den Warzenstäbchen dagegen negativ in bezug auf deren Längsrichtung. Diese Beobachtung setzt allerdings sehr dünne Schliffe voraus, die nicht leicht herzustellen sind. Sie lehrt also, daſz die Lage der optischen Achse in Grundmasse und Warzen um 90 ° gegen einander verschieden ist, ein Verhalten, das mit den beschriebenen Faserungsverhältnissen in diesen beiden Anteilen des Scleriten in bester Übereinstimmung steht.

Auf dem Querschliff behält die Grundmasse des Scleriten, über dem Polarisator allein geprüft, unter allen Azimuten gleiche und zwar hohe Lichtbrechung, was dafür spricht, daſz ihre optische Achse der Mikroskopachse parallel geht. Von den Warzenstäbchen dagegen sind die gut markiert, welche jeweils parallel zur Schwingungsrichtung im Polarisator verlaufen, die senkrecht dazu gestellten aber schwieriger wahrnehmbar, weil sie in derselben hohen Lichtbrechung wie die Grundmasse erscheinen. Auch an Querschliffen hält es schwer, mit der Gipsplatte eindeutige Resultate zu bekommen. Bemerkt sei noch, daſz die Trümmer von *Eunicea*-scleriten nicht selten Sprungflächen in der Grundmasse zeigen, die stark an Spaltflächen im Kalkspat erinnern. Sollten sie wirklich Spaltflächen sein, dann müſzten mindestens gewisse Abschnitte der Grundmasse recht gleichmäſzige Orientierung ihrer Elementarbestandteile besitzen. Diese Dinge sind noch weiterer Prüfung bedürftig.

Die optische Untersuchung bei den Scleriten der Oktokorallen hat also neben denen von Biokristallcharakter drei verschiedene Typen von mikrokristallinischer Beschaffenheit ergeben: der erste ist gekennzeichnet durch mehr oder minder ausgesprochene Parallelanordnung der aufbauenden Calcitkriställchen; der zweite umschlieſzt Bildungen, denen, übrigens bei nicht geringen morphologischen Unterschieden, sphärolithische Anordnung der Bauteile eigen ist; der letzte aber bietet eine sehr viel verwickeltere Struktur vom kristallographischen Standpunkt aus dar, indem hier das gesamte Baumaterial keine einheitliche, sondern eine zu den Formverhältnissen des Scleriten in enger Bezie-

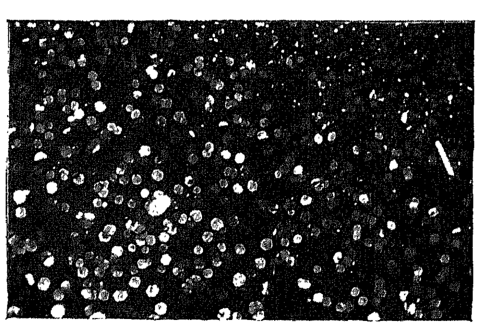
hung stehende Anordnung gefunden hat. Es mufz eingehenderen Untersuchungen an einem ausgedehnten Material überlassen bleiben, nachzuweisen, ob und welche Übergänge zwischen dem letzten Typus und den anderen gegeben sind. [1])

ABSCHNITT II

DIE SCLERITEN DER ASCIDIEN [2])

In dem zellhaltigen aus Tunicin (Zellulose) bestehenden Mantel (er kann wohl am besten als eine Mesenchymzellen führende Kutikula angesprochen werden) mancher und zwar vornehmlich koloniebildender Seescheiden (Ascidien) finden sich mikroskopische Kalkeinlagerungen. Teils erscheinen sie als Ansammlungen kleinster Körnchen in oder auf den blasigen Mantelzellen (bei *Botryllus violaceus* soll der Kalk amorph sein), teils als kristallinische sternförmige Spicula, so vor allem in der Familie der Didemniden und hier oft in solcher Menge, dafz sie dem ganzen Stock ein weifzes kalkiges Aussehen verleihen. Andere Typen sind die hantelförmigen Spicula von *Boltenia*, kurze und dicke Stäbe, die sich an beiden Enden in je vier ziemlich regelmäfzig gestellte warzenförmige Fortsätze gabeln, die sonderbaren Spicula von *Rhabdocynthia*, bei denen einem Hauptstab zahlreiche feine Borstenkränze hintereinander aufsitzen, und die scheibenförmigen, bisweilen konzentrisch und radiär gestreiften, bis 0,54 mm grofzen Scleriten der Gattung *Cystodites*.

1) Beim längeren Behandeln tierischer Kalkgebilde mit starker Kalilauge, z. B. zum Zweck ihrer Isolierung aus dem umgebenden Weichkörper, treten nicht selten sechseckige Kriställchen auf, wie sie in Abb. 55 nach einem Scleritenpräparat von *Eunicea* abgebildet sind, was den Grund gibt, diese Tatsache gerade hier zu illustrieren. Es handelt sich nach Bütschli (Über die Einwirkung von konzentrierter Kalilauge auf $CaCO_3$ und das sich dabei bildende Doppelsalz, Zool. Anz. Bd. 29 (1905), S. 428) um ein Doppelsalz ($2\,CaCO_3 + 3\,K_2CO_3 + 6\,H_2O$). 2) Vgl. zur allgemeinen Orientierung O. Seeliger, Tunicata I. Abt., Die Appendicularien und Ascidien, in Bronns Klass. Ord. d. Tierreichs, dritter Band, Supplement (1893 bis 1911); ferner die auf S. 132 angegebene Arbeit Woodlands.

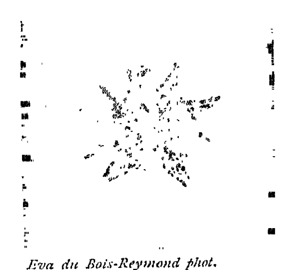


Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 55. Kristalle des Doppelsalzes von Calciumkarbonat + Kaliumkarbonat, entstanden bei Behandlung von Scleriten von Eunicea mit konzentrierter Kalilauge. Vergr. 50 : 1.

Bei manchen Ascidien, deren Zellulosemäntel Spicula führen, finden sich gleichzeitig solche in der primären Leibeshöhle bezw. den Blutbahnen, die zum Teil von frei im Blut gelegenen Mesenchymzellen aus entstanden sein mögen, teils aber nachträglich frei geworden sein dürften, Verhältnisse, die dem Verständnis keine Schwierigkeiten bereiten, wenn man beachtet, daſz auch die Mantelscleriten in mesenchymatischen Elementen auftreten. Die Scleriten im Körperinnern können in der Gestalt von denen im Mantel abweichen.

Während Seeliger auf Grund der vorliegenden Literaturangaben zum Schluſz kam, daſz die Spicula bereits auf sehr frühen Stadien auſzerhalb der protoplasmatischen Zellkörper in blasigen Räumen lägen, die mit einer hellen Flüssigkeit erfüllt sind, aber unentschieden läſzt, ob die jüngsten Stadien nicht intrazellular entstehen, muſz man nach Woodlands Bericht wenigstens für *Leptoclinum* annehmen, daſz sie in den Scleroblasten als kugelige Körnchen auftreten, die dann Fortsätze erhalten, an Gröſze zunehmen, immer aber von einem Plasmamantel bekleidet sind, der sich mit dem Wachstum des Scleriten allerdings verdünnt.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 56. Kalkstern aus dem Mantel einer Seescheide (Didemnum maculosum). Vergr. 350 : 1.

Angaben über das polarisationsmikroskopische Verhalten dieser Gebilde liegen anscheinend in der Literatur bisher nicht vor, wie auch die Art der Kalksalze (ob kohlensaurer Kalk, ob Aragonit oder Calcit) nicht genauer bestimmt ist. Ich konnte zunächst die Scleriten von *Leptoclinum (= Didemnum) maculosum* untersuchen. Ihre Isolation aus dem Zellulosemantel ist mit Kalilauge auch durch andere Mittel, die den Kalk unverändert lassen, bei der Widerstandsfähigkeit des Tunicins unmöglich; man muſz sie daher in möglichst kleinen Teilen des Mantels prüfen, auch weil das Tunicin selbst doppelbrechend ist.

Die Scleriten sind hier Sternkugeln mit zahlreichen Strahlen, die sich nach dem freien Ende hin verschmälern (Abb. 56). Über dem Polarisator allein untersucht und gedreht, zeigen die von ihren Strahlen, die jeweils seiner Schwingungsrichtung parallel gehen, blasse Konturierung, sodaſz also eine gesetzmäſzige Orientierung des Kalkes (Aragonit s. u.) in den einzelnen Strahlen vorliegt, derart, daſz die Richtung gröſzerer optischer Elastizität mit der Längsachse eines jeden Strahles zusammenfällt. Zwischen gekreuzten Nicols leuchten die Scleriten hell auf, und zwar sieht man beim Drehen des Präparates immer wieder andere Strahlen auftauchen und verschwinden. Jeder

Strahl löscht selbständig und zwar parallel zu seiner Längsachse aus, verhält sich also wie ein Einzelkristall und gemäß der Wirkung auf die Gipsplatte negativ in bezug auf seine Längsachse. Infolge der zentripetal zunehmenden Dicke sind die Strahlen mit entsprechend steigenden Interferenzfarben eingesäumt. Im ganzen zeigt also ein Sclerit eine Farbenverteilung gleich einem negativen Sphärokristall.

Löst man die Scleriten in Salzsäure langsam auf, so schmelzen die Strahlen schneller in der Dicke als in der Länge ab, sodaß der Stern ein ganz anderes Aussehen bekommt. Es ist so, als wenn die Strahlen ursprünglich überall gleich dick wären und dann einen Überzug von optisch gleichsinnig orientierter Kalkmasse erhielten, der ihre endgültige konische Form bestimmte. Auch in nicht mit Säure behandelten Präparaten findet man derartige Sterne mit schlanken Strahlen, sodaß sie auch aus diesem Grunde vielleicht als Entwicklungszustand der Scleriten gelten könnten. Jedenfalls aber zeigt dieser Aufbau und das vorhin beschriebene optische Verhalten eines Scleriten, daß ihm eine Zusammensetzung aus Einzelkristallen zukommt, die ähnlich wie in einem Sphärolithen zusammengefügt sind.

Eine Prüfung der Kalknatur der Scleriten mittels der Meigenschen Reaktion (Eintragen kleiner Mantelstücke in Lösung von Mohrschem Salz) ergab eine tiefgrüne Färbung der Objekte, die gemäß mikroskopischer Untersuchung mit der Ansammlung von Scleriten im Mantel Hand in Hand ging, ja vielfach deutlich an diese selbst geknüpft war. Es handelt sich somit um Aragonit, eine Feststellung, die gegenüber den Scleriten anderer Tiergruppen bedeutungsvoll ist.

Gleich den genannten Sternkugeln verhalten sich polarisationsoptisch auch die von *Trididemnum tenerum,*[1]) dessen Strahlen plumper, mehr lanzettförmig sind; auch hier erweist sich jeder Strahl als Einzelkristall von negativem Charakter in bezug auf die Länge.

Ebenfalls die in ihrer äußeren Erscheinung so verschiedenen linsenförmigen großen Kalkkörper von *Cystodites* (ich prüfte die Art *C. della chiajae della valle)* zeigen einen an Sphärokristalle erinnernden Aufbau. Sie bestehen aus feinen in bezug auf die Länge negativen Nädelchen, die am Rande der Kalkscheibe in deren Ebene radiär nach allen Seiten ausstrahlen, nach der Mitte zu aber sich allmählich aufrichten und daher hier als Punktierung in Flächenansicht verraten. Zwischen gekreuzten Nicols erscheint der dünne Rand der kleineren Kalkkörper von Interferenzstreifen eingesäumt, und bietet unter Wirkung der Gipsplatte ein negatives Sphäritenkreuz dar; die

1) Diese und die im folgenden genannten Formen konnte ich durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. R. Hartmeyer-Berlin untersuchen.

Mitte der Scheiben ist zu dick, um deutlichen Einflufz aufs polarisierte Licht auszuüben.

Sehr bemerkenswert schliefzlich waren die Befunde bei den stabförmigen, mit Borstenkränzen umgebenen Spicula von *Pyura* (= *Rhabdocynthia) momus*. Sie setzen sich, wie man vor allem beim Auflösen in Säure erkennt, aus kleinen Nädelchen zusammen, die längs der Stabachse geordnet sind, aber ein wenig gegen sie divergieren, sodafz eine Andeutung eines fiederartigen Baues gegeben ist. Dieser kommt in der Aufzenschicht des Spiculums schärfer zum Ausdruck, indem die Nädelchen in einfacher Lage als regelmäfzige ringförmige Gürtel auftreten, in denen sie nur mit dem einen Ende dem Stab anliegen, während das andere — und zwar stets nach derselben Richtung hin — frei vorsteht; so liefert jeder Gürtel einen Borstenkranz. Zwischen gekreuzten Nicols löschen die Spicula in Orthogonalstellung nicht völlig aus, sondern zeigen gemäfz dem fiederartigen Bau einen wandernden dunklen Streifen; unter $\pm 45^0$ erscheinen sie maximal hell. Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Nädelchen sind die Bauelemente des *Pyura*spiculums und also auch der Stab im ganzen positiv in bezug auf die Länge, wie sowohl mittels der Gipsplatte festgestellt werden kann — steigende Farben unter $+45^0$ — als auch die Beobachtung über dem Polarisator allein ergibt: es herrscht hohe Lichtbrechung, wenn die Länge des Spiculums seiner Schwingungsrichtung parallel geht.

ABSCHNITT III

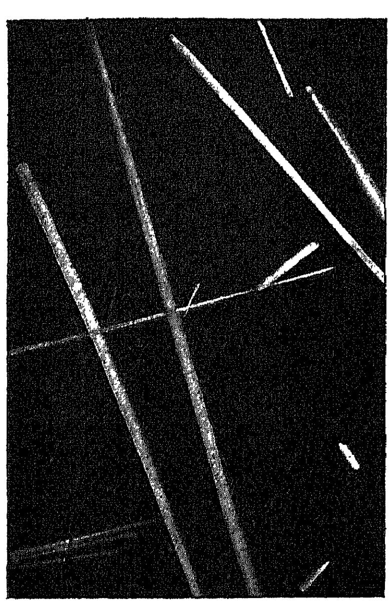
DIE SCHALENSTACHELN DER CHITONEN [1]

Von den Spicula der Amphineuren, die innerhalb von Epithelzellen entstehen, haben wir bereits die der Solenogastren besprochen (s. S. 107); hier lieferte je eine Zelle einen Stachel von Biokristallcharakter. Bei den Chitonen bildet sich der Stachel nur selten in einer einzelnen Epidermiszelle, sondern meist beteiligen sich in späteren Entwicklungsstadien noch sekundäre Bildungszellen an seinem Aufbau oder tragen von Anfang an dazu bei. Im Gegensatz zu den Solenogastrenspicula ist jeder Chitonenstachel aus zahlreichen kleinen Kriställchen aufgebaut. Ich untersuchte die langen schlanken Stacheln, die in Büscheln an den Rückenseiten von *Chiton fascicularis* angeordnet sind, die kleinen mehr keulenartigen Gebilde, die

1) Vgl. zur allgemeinen Orientierung H. Simroth, Amphineura und Scaphopoden, Bronns Klass. u. Ord. d. Tierreichs, Bd. 3 Mollusca, 1. Abt., ferner F. Nierstrasz, Die Amphineuren, I. Die Solenogastren, Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 1 (1909), S. 239 u. II. Die Chitonen, ebendort Bd. 2 (1910), S. 367, ferner die auf S. 132 zitierte Arbeit Woodlands.

das Integument von *Chitonellus (sp.)* bedecken, und die winzigen Stachelchen aus dem Saum von *Chiton cinereus*. Alle Spicula erwiesen sich (wie übrigens auch die groſzen Schalenstücke bei den genannten Formen) gemäſz der M e i g e n schen Reaktion mit M o h r schem Salz als A r g o n i t, was hier schon vorausgreifend bemerkt sei.

Die schlanken, distal allmählich sich zuspitzenden Stacheln von *Chiton fascicularis* (Abb. 57) lassen bereits in gewöhnlichem Licht, aber besonders gut über dem Polarisator allein geprüft (mit der Länge senkrecht zu dessen Schwingungsrichtung) eine feine Längs- und eine bogige Querstreifung erkennen, welch letzte ihre Konkavität dem freien Ende des Spiculums zukehrt. Die Längsstreifung geht nicht genau der Achse der Nadeln parallel, steht vielmehr senkrecht zu den gebogenen queren Schichtlinien, sodaſz eine von der Scleritenachse nach der Basis zu leicht divergierende Struktur besteht; demgemäſz erfolgt auch die Zersplitterung der Stacheln. Der gesamte Aufbau, der naturgemäſz an dickeren Nadeln leichter wahrnehmbar ist als an dünnen, verhält sich ganz so, als ob die Nadel als ein sehr schlanker kegelförmiger Ausschnitt einem Sphärokristall entnommen wäre: ihre Längsstreifung läſzt sich der radialen, ihre Querstreifung der konzentrischen, die Wachstumsschritte bezeichnenden Schichtung eines solchen vergleichen; das dünne distale Nadelende würde — damit zugleich als ältester Teil der Nadel erwiesen — auf das Zentrum des Sphärolithen entfallen.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 57. Stacheln einer Käferschnecke (Chiton fascicularis). Vergr. 75 : 1.

Die Berechtigung einer solchen Auffassung findet ihre Stütze in den Erscheinungen an den Scleriten zwischen gekreuzten Nicols (Abb. 57): maximale Helligkeit herrscht in Diagonalstellung; in Orthogonalstellung löschen sie nie ganz aus, sondern zeigen einen dunklen Mittelstreifen (entsprechend dem Arm eines Sphäritenkreuzes), der beim Drehen des Tisches im Objekt wandert und dann bald gleichmäſziger Aufhellung Platz macht. Der Charakter der Doppelbrechung

ist negativ in bezug auf die Nadellänge, wie mittels der Gipsplatte aber auch durch Beobachtung über dem Polarisator allein leicht feststellbar. Nach dem Gesagten muſz man sich vorstellen, daſz das distale Ende der Nadel zuerst entsteht und zwar kommt es bereits hierbei nicht zur Anlage eines vollständigen Sphärokristalls, sondern nur eines keilförmigen Segmentes aus einem solchen, das dann durch einseitiges Wachstum an seinem proximalen Ende weiter ausgebaut wird. Obwohl die Spicula von *Chiton* durch ihre intrazelluläre Entstehung von den Aragonitprismen der Muscheln (s. S. 152) nicht unerheblich abweichen, lassen sich doch gewisse Übereinstimmungen im Aufbau und damit in dem optischen Verhalten nicht verkennen.

Die gleiche optische Beschaffenheit bieten die winzigen, keulenförmigen Stachelchen von *Chiton cinereus* dar, die vermöge ihrer Kleinheit mikrokristallinischen Aufbau, wandernden Auslöschungsstreifen, Additions- und Subtraktionsfarben in prächtigster Weise erkennen lassen.

Wesentlich derselbe Aufbau, wie in den Stacheln von *Chiton,* kehrt in den plumpen und kürzeren, auch leicht gebogenen, oberflächlich zierlich längsgerippten Keulenstacheln (der Rückenseite) von *Chitonellus* wieder. Hier sind aber die Querstreifen viel weniger gebogen, daher die Längsfaserung mehr parallel zur Nadelachse. Das älteste distale Ende ist stumpfkegelig abgerundet.

Die Erscheinungen über einem und zwischen zwei Nicols sind im ganzen den oben beschriebenen gleich; nur tritt der wandernde Auslöschstreifen wegen der gröſzeren Dicke der Gebilde weniger schön hervor. Auffallend ist auch, daſz das distale Ende bei Orthogonalstellung des Stachels fast völlig auslöscht (im merklichen Gegensatz zum proximalen jüngsten), sodaſz also hier eine fast parallele Anordnung der kleinsten Bauteile herrschen muſz; diese erscheinen übrigens gröber als bei *Chiton.* Damit hängt auch zusammen, daſz junge Stachelanlagen, deren Achse derjenigen des Mikroskops parallel geht, ein deutliches Achsenbild beobachten lassen, das sicherlich als eine Gesamtwirkung zahlreicher feinster parallel gestellter Nädelchen gelten muſz. Ohne Kenntnis der Meigenschen Reaktion würde ich nach dem scheinbar einachsigen Bild auf Calcit geschlossen haben. Beobachtungen, wie die genannten, lehren aber auch, daſz man aus dem Auftreten eines Achsenbildes nicht den voreiligen Schluſz ziehen darf, das betreffende Gebilde entspräche einem Kristallindividuum. Vielmehr können auch zahlreiche annähernd parallel verwachsene Einzelkristalle eine solche Wirkung hervorbringen, von denen jeder einzelne bei seiner geringen Dimension keinen feststellbaren Effekt geben würde.

ABSCHNITT IV

DIE SCLERITEN DER NUDIBRANCHIER[1]

Die kalkigen einfach nadelförmigen, bei gewissen Arten in der Mitte verdickten Spicula oder Scleriten mancher Nudibranchier (Doridoidea) entstehen nach Woodland (a. a. O.) gleich denen der Oktokorallen in einzelnen Zellen und wachsen heran, indem der Scleroblast immer neue Schichten rings um die erst gebildete Anlage zur Abscheidung bringt; demgemäß besitzen sie auf dem Querschnitt eine konzentrische Schichtung. Nach Woodland enthalten sie größere oder geringere Mengen organischer Substanz; der genannte Autor möchte annehmen, daß sie gleich den meisten anderen kalkigen Scleriten wesentlich Aggregate von Calcitkristallen seien, da sie, korrodiert, geradlinige Umrisse an den angegriffenen Stellen zeigten.

Eine Untersuchung der Scleriten von *Doris tuberculata* (die auch von Woodland geprüft wurden) ergab mir aber, daß eine solche Verallgemeinerung unzulässig ist, vielmehr diese Scleriten (und wohl die der Doridoidea überhaupt) einen von den bisher besprochenen Spicula in mehr als einer Richtung abweichenden Typus darstellen.

Die Scleriten von *Doris* sind gerade oder leicht unregelmäßig gekrümmte Nadeln, die in den Tuberkeln der Rückenhaut haufenweise, noch dichter gedrängt im Fuß beieinander liegen und recht erhebliche Größenunterschiede besitzen. Bei genauer Betrachtung zeigen die durch Kalilauge isolierten Spicula eine zarte Längsstreifung, die dem Umriß parallel geht, ferner in der Achse eine Art Zentralfaden, bisweilen auch bei Einstellung auf die Oberfläche eine feine Punktierung. Nicht selten stößt man auf scheibenförmige Querbruchstücke mit deutlicher konzentrischer Schichtung, wie sie ja gemäß der Längsansicht zu erwarten ist, und gelegentlich kann man auch eine feine radiäre Streifung wahrnehmen (vgl. Punktierung in Längsansicht). Größere Scleriten fand ich von einer gegen Kalilauge widerstandsfähigen Scheide aus organischer Substanz umschlossen, als ob gegen das Ende des Wachstums nur noch organische Substanz abgeschieden würde. Beim Behandeln mit Säure sieht man die kalkige Innenmasse der Scleriten unter reichlicher Gasentwicklung zusammenschmelzen, wobei unregelmäßig muschelige Lösungsflächen auftreten, bis schließlich nur noch die Spiculascheide als leere Hülle zu-

1) W. Woodland, The scleroblastic development of the spicules in some mollusca and in one genus of colonial ascidians, in Quat. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. 51 (1907), p. 45.

rückbleibt.[1]) Öfter dringen trichterförmige Vertiefungen von den zugespitzten Enden des Scleriten her zapfenförmig ein Stück weit achsial in die Kalkmasse ein.

In polarisiertem Licht erwiesen sich die Scleriten als doppelbrechend. Sie löschen, wenn sie einigermaßen gerade ausgebildet sind, parallel zu ihrer Längsrichtung fast völlig aus, stärker gekrümmte aber immer nur in dem Abschnitt, der jeweils in die Schwingungs-



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 58. Spicula einer Sternschnecke (Doris tuberculata). Vergr. 80:1.

richtung eines Nicols fällt. In Diagonalstellung sind die Scleriten maximal hell, aber keineswegs im ganzen: stets bleibt eine mittlere Längszone dunkel (Abb. 58). Sie erstreckt sich durch die ganze Länge des Scleriten hindurch und zerlegt ihn in zwei hell aufleuchtende Streifen. Der dunkle Mittelstreifen ist aber ganz anderer Art als der wandernde Auslöschstreifen, der uns öfter bei den mikrokristallinischen Scleriten der Oktokorallen begegnete; denn bei *Doris* zeigt er sich in der Diagonalstellung — statt wie dort in Orthogonalstellung — ferner wandert er nicht beim Drehen des Objekttisches, sondern behält seinen Platz beim Übergang aus der Diagonal- in die Orthogonalstellung bei, bis er mit dem Dunkelwerden der Seitenpartien unkenntlich wird. Die Erscheinung bleibt unverändert, wenn das Spiculum um seine Längsrichtung gedreht wird.

Über der Gipsplatte geben die Scleriten von *Doris* unter + 45° steigende, unter — 45° sinkende Farben und zwar der unteren Ord-

1) Herr Prof. A. Benrath-Bonn, dem ich auch hier bestens danke, hatte die Freundlichkeit, die Dorisspicula auf die Anwesenheit von Phosphorsäure, Schwefelsäure und Magnesium qualitativ zu prüfen; das Ergebnis war negativ; als anorganischer Bestandteil wurde nur kohlensaurer Kalk gefunden.

nungen, erweisen sich also positiv in bezug auf ihre Längsrichtung. An die Stelle des dunklen Mittelstreifens tritt jetzt ein roter, sodaſz ein überaus hübsches Bild entsteht.[1])

Auf dem Querschnitt (Bruchstücke s. o.) erweisen sich die Scleriten in ihrer ganzen Ausdehnung als doppelbrechend und zwar erscheint ein sehr regelmäſzig ausgebildetes negatives Sphäritenkreuz. Die Schwingungsrichtungen auf dem Querschnitt wechseln also, liegen radial. Wir werden demnach nadelige, radial um die morphologische Achse des Scleriten angeordnete Bauteile annehmen müssen, womit die oben genannten Strukturen in vollem Einklang stehen. Der dunkle Mittelstreifen in der Längsansicht fordert nun weiter, daſz die Nadeln optisch einachsig sind und die optische Achse in radialer Richtung liegt; denn so werden die auf den dunklen Mittelstreifen entfallenden Bauteile mit ihrer Achse der Mikroskopachse mehr oder minder genau parallel gehen und daher unter allen Azimuten dunkel bleiben; nach den Seiten des Scleriten zu dagegen bieten sich die nadelförmigen Elemente in steigender Neigung zur Sehachse des Mikroskops dar und werden damit mehr und mehr optisch wirksam. Der wahre optische Charakter der *Doris*spicula ist also nicht auf ihre Längsrichtung, sondern auf ihre radiale, denn das ist die Lage der optischen Achse, zu beziehen und daher als negativ zu bezeichnen. Bei einem solchen Aufbau ist es nicht verwunderlich, daſz die *Doris*-Nadeln keinen Wechsel der Lichtbrechung unter verschiedenen Azimuten zeigen, wenn man sie über dem Polarisator allein untersucht.

Die Meigensche Reaktion — Lösung von Mohrschem Salz — auf die zerpulverten Scleriten angewandt, ergab fast augenblicklich einen grünen Niederschlag. Wollte man, wie zunächst liegend, nach diesem Ergebnis auf Aragonit schlieſzen, so befindet man sich im Widerspruch mit den optischen Beobachtungen, die sich nur unter Annahme einer einachsigen Substanz deuten lassen.

In schroffem Gegensatz zu Aragonit aber auch zu Calcit steht die erstaunlich geringe Doppelbrechung der *Doris*spicula. Bei einem Querschnitt von etwa 50 μ Durchmesser (bei gröſzeren Stücken) geben sie zwischen gekreuzten Nicols Weiſz I. O.; über einer Gipsplatte (Rot I. O.) zeigen sie Blau II. O., bezw. Gelb I. O. Nun lieſze sich diese Erscheinung in der Längsansicht vielleicht darauf zurückführen, daſz infolge des beschriebenen radialen Aufbaus immer

1) Bisweilen erscheint der Zentralfaden im neutralen Mittelstreifen schwach doppelbrechend und zwar negativ in bezug auf die Länge des Spiculums. Auch die organische Scheide kann geringfügige Doppelbrechung von gleichem Charakter wie der Zentralfaden darbieten.

nur ein kleiner Teil des Scleriten maximal in optische Wirksamkeit tritt. Für den Querschnitt des Scleriten aber (bezw. für seine in Additions- und Subtraktionsstellung befindlichen Quadranten) läßt sich dieses Argument nicht ins Feld führen, und doch treten auch hier, selbst wenn die vom Licht durchlaufene Schicht dicker ist als der Querdurchmesser des Scleriten, nur Interferenzfarben niedriger Ordnungen auf, während Calcit oder Aragonit unter gleichen Umständen (bei gleicher Schichtdicke und Lichtdurchgang senkrecht zur optischen Achse bezw. Achsenebene) wesentlich höhere Interferenzfarben geben. Die geringe Stärke der Doppelbrechung schließt also aus, daß der Kalk in den Dorisspicula als Calcit oder Aragonit vorliegt. Nun gibt es eine Modifikation des kohlensauren Kalkes, die sich gegenüber der Meigenschen Reaktion gleich dem Aragonit verhält, aber durch schwache Doppelbrechung und geringeres spezifisches Gewicht (2,5 bis 2,6) von ihm unterscheidet, der sog. Vaterit, der in Form von teils positiven, teils negativen Sphärokristallen auftritt; [1]) bei gewöhn-

1) Vater (1893—1899) stellte auf künstlichem Wege zwei Modifikationen des kohlensauren Kalkes dar, von denen die eine das spezifische Gewicht 2,54 besaß, optisch negativ war und parallel oder nahezu parallel der Längsrichtung der Fasern auslöschte; die andere Modifikation hatte das spezifische Gewicht von 2,66 und die Nadeln löschten z. T. gerade, z. T. unter verschiedenen Winkeln schief aus. Ferner hatte Lacroix 1898 in den Oolithen eine Modifikation des Calciumkarbonats von geringer positiver Doppelbrechung beobachtet, deren spezifisches Gewicht zwischen 2,58 und 2,7 schwankte. Spätere Forscher haben diesen Ktypeit und die beiden Modifikationen von Vater zu einer einzigen, der von Meigen und Linck Vaterit genannten Modifikation, zusammengefaßt, die meist in Form von Sphärolithen, aber auch von feinen ziemlich unbeständigen Nädelchen auftritt und optisch zweiachsig sein soll. Doch sind gerade die optischen Verhältnisse noch ungenügend geklärt. Neuestens (J. Johnston, H. E. Merwin, E. D. Williamson, The several forms of calcium carbonate, Amer. Journ. of Sc. 4 ser. Vol. 41 (1916), p. 473—512) hat man allerdings mit gewissem Vorbehalt bestritten, daß Vaterit eine eigene Modifikation des kohlensauren Kalkes sei, sondern ihn als sphärokristallinischen Calcit mit wechselndem Gehalt an Wasser und Alkali betrachtet. Damit ist aber unvereinbar, daß Vaterit beim Kochen mit einer Lösung von Kobaltnitrat (3 %) schon nach 20—30 Sekunden eine ausgesprochene Violettfärbung gibt (Bütschli), sich also in diesem Punkte wie Aragonit verhält. Nun haben die genannten amerikanischen Autoren eine neue künstlich hergestellte Modifikation des Calciumkarbonats aufgestellt, das μ $CaCO_3$, das in der Meigenschen Reaktion mit dem Aragonit übereinstimmt, aber sich durch Dichte (2,54) und positiven optischen Charakter (hexagonal kristallisierend, Brechungsindices 1,65 und 1,55) davon unterscheidet. Durch Erwärmen und bei Anwesenheit von Wasser (schon in gewöhnlicher Temparatur) geht μ $CaCO_3$ in Calcit über. Wie man sieht, hat auch diese Modifikation des kohlensauren Kalkes manche Ähnlichkeit mit Vaterit. Vgl. Bütschli, Unters. über organ. Kalkgebilde u. s. w. a. a. O., ferner R. Lang, Lublinit, die monokline Modifikation des Calciumkarbonats, N. Jahrb. f. Min., Beil.-Bd. 38 (1914), S. 121.

licher Temperatur und Anwesenheit von Wasser wandelt er sich langsam, beim Kochen schneller in Calcit um.

Nicht nur die geringe Doppelbrechung, sondern auch das spezifische Gewicht und die leichte Umwandelbarkeit der Kalkmasse in Calcit sprechen dafür, daſz die Dorisspicula aus Vaterit bestehen, dessen Vorkommen im Tierkörper damit zum ersten Male nachgewiesen würde. Herr Dr. Brass, Assistent am mineralogischen Institut der Universität Bonn, hatte die Güte, die Dichte mittels der Senkmethode (Bromoform-Alkohol) zu bestimmen; es ergab sich 2,6,[1]) ein Wert, der in befriedigender Übereinstimmung mit den Angaben Vater's und Bütschli's (2,619—2,686) steht und jedenfalls hinter der des Aragonits (2,7—2,95, durchschnittlich 2,9) erheblich zurückbleibt.

Schon beim Isolieren der Spicula mit Kalilauge war mir aufgefallen, daſz bei einer Stärke der Lösung und Dauer der Behandlung, welche Kalkgebilde aus Aragonit oder Calcit auch nicht im mindesten angreift, stets einzelne Spicula sich fanden, die mit stark doppelbrechenden meist rundlichen Kristallen bedeckt waren, welche sich bei Säurezusatz unter Gasentwicklung lösten. Die gleichen Kristalle treten nach 5—10 Minuten langem Kochen in destilliertem Wasser zahlreich auf der Oberfläche der Scleriten auf, und zugleich wandelt sich die Masse der Scleriten von auſzen nach innen fortschreitend, unter Erhaltung seiner Gestalt aber meist unter Verschwinden des radialfaserigen Baues in die gleiche stark doppelbrechende Masse um; der Sclerit erscheint alsdann breccienartig aus einer Unmasse von Stücken zusammengesetzt, deren jedes sich optisch wie ein Einzelkristall verhält, die aber keine gleichartige Orientierung besitzen. Der charakteristische dunkle Mittelstreifen des intakten Spiculums ist nunmehr natürlich verschwunden. Obwohl sich unter den durch Kochen oder Behandeln mit Kalilauge entstandenen Kristallen nur wenige gut ausgeprägte Rhomboeder finden, kann es nach der Gesamtheit der Umstände keinem Zweifel unterliegen, daſz die geschilderten Vorgänge einer Umwandlung des Kalkes der Scleriten in Calcit darstellen.[2])

Dafür sprechen auch die Beobachtungen beim Erhitzen von Scleriten auf dem Platinblech: es tritt ebenfalls eine so erhebliche

1) Das zur Bestimmung benutzte Material war bereits spurenweise in Calcit umgewandelt, was eine geringfügige Verminderung des spezifischen Gewichtes bedingt; ebenso ruft die Anwesenheit der organischen Substanz in den Spicula eine Erniedrigung ihres spezifischen Gewichtes hervor. 2) Die Einzelheiten bei diesen Vorgängen gedenke ich in einer besonderen Abhandlung zu veröffentlichen.

Steigerung der Doppelbrechung ein, daß die Anisotropie nunmehr schon an den winzigsten Stückchen deutlich zu erkennen ist. Meist springen die Nadeln beim Erhitzen unter leisem Zischen auseinander. Doch ließ sich an einzelnen größeren Stücken mit Sicherheit wahrnehmen, daß die für den ungeglühten Scleriten charakteristischen optischen Erscheinungen (dunkler Mittelstreifen) völlig verloren gegangen sind und das körnig gewordene Material nun eine Zusammensetzung aus kristallinischen stark doppelbrechenden Bestandteilen aufweist. Bisweilen zeigen ziemlich große Abschnitte des Scleriten nach dem Erhitzen einheitliche Auslöschung.

Auch bei einer mehr als ein Jahrzehnt als Balsampräparat aufgehobenen jungen *Doris* hatten die Spicula eine ähnliche Zusammensetzung und mit ihr starke Doppelbrechung angenommen, wobei in der Umgebung des Tieres teils dendritische, teils rosettenartige Kristallaggregate lagen, sodaß also auch unter anderen Umständen diese Umwandlung des Scleritenmaterials in Calcit sich vollziehen kann.

Unsere Untersuchung führte zu einem Scleritentypus, dessen von dem bisher Besprochenen so grundverschiedenes Verhalten zunächst im Hinblick auf die Systematik bedeutungsvoll erscheint, dann aber wieder einmal lehrt, daß die so häufig vorkommende Nadelform der Scleriten vom Organismus aus wechselndem Material und bei sehr verschiedenartigem feineren Bau hergestellt werden kann.

EXTRAZELLULAR GEFORMTE SKELETTBILDUNGEN BEI WIRBELLOSEN

Scleriten und Biokristalle entstehen im Inneren von (Bindegewebs)-Zellen und sind daher allseitig dem Einfluß des umgebenden Plasmas ausgesetzt. Gerade dieser Umstand läßt bei ihnen die Frage auftauchen, wieweit ihre Form Kristallisationskräften und wieweit vitalen Einflüssen zuzuschreiben ist. Ihnen gegenüber stehen nun solche Skelettsubstanzen, die wenigstens im fertigen Zustand sich außerhalb der Zellen befinden, sei es, daß sie als Interzellularsubstanzen zwischen den Bildungszellen (bindegewebigen Charakters) vorkommen, oder aber als Kutikularsubstanzen nur einseitig einer Epithelfläche aufliegen. Zwar wird für die Interzellularsubstanzen (z. B. leimgebenden Fasern) von einigen Autoren die Anschauung vertreten, daß sie in den Zellen oder wenigstens auf ihrer Oberfläche gebildet werden, dann erst die Berührung mit den Zellen verlieren und sich weiter entwickeln; ähnlich lassen andere Autoren manche Kutikularsubstanzen nicht durch Ausscheidung von seiten des Epithels,

sondern durch Umwandlung der oberflächlichen Anteile der Epithelzellen entstehen. Aber da für viele hierher gehörige Skelettsubstanzen (z. B. Molluskenschalen) eine extrazellulare Formgebung außer allem Zweifel steht, für andere aber neben einer intrazellularen Entstehung eine weitere extrazellulare Ausbildung anerkannt wird (s. o.), und schließlich die fertigen Produkte sich außerhalb der Zellen befinden, so ist doch eine Sonderung von den bisher besprochenen Skelettbildungen durchaus angebracht.

Unter physiologischem Gesichtspunkt allerdings sind sowohl die intrazellular (Scleriten und Biokristalle) als extrazellular (Interzellular- und Kutikularsubstanzen) entstandenen Skelettbildungen nahe verwandt, erscheinen als „geformte Sekrete" (Biedermann). Der Umstand, daß auch extrazellular geformte, also dem Einfluß des lebenden Plasmas mehr oder minder entzogene Sekrete sehr verwickelte Strukturen darbieten können, ist ein deutlicher Hinweis dafür, daß hier wie dort rein chemisch-physikalische Prozesse die Ursache solcher Strukturen sein können. Zwar hat es nicht an Forschern gefehlt, die aus den Strukturen und den Veränderungen, die sich an ihnen abspielen (Wachstumserscheinungen insbesondere der Interzellularsubstanzen) den gegenteiligen Schluß gezogen haben, daß auch diese Substanzen lebend seien. Aber da der — aus dem Verhalten des ganzen Organismus gewonnene — Begriff des Lebens viel mehr notwendige Merkmale umschließt als eine gewisse Komplikation der Struktur und die Möglichkeit von Änderungen in ihr, so kann die Bezeichnung „lebend" nur solchen Teilen des Organismus zugesprochen werden, welche die für den ganzen Organismus charakteristischen wesentlichen Merkmale noch besitzen. Unter diesen Merkmalen steht mit an erster Stelle das regulative Verhalten gegenüber äußeren Einflüssen. Ein solches ist bisher nie an Teilen des Organismus beobachtet worden, denen Zellen fehlten und, wo man sie bisher an Interzellularsubstanzen hat feststellen wollen, ließ sich nicht ausschließen, daß die regulative Reaktion hier durch die Zellen vermittelt wurde.

ERSTE GRUPPE

KUTIKULARBILDUNGEN

BEI DENEN STRUKTUR UND DOPPELBRECHUNG AUF DER ANWESENHEIT KRISTALLINISCHEN KALKES BERUHT

Gemäß dem eben Gesagten versteht man unter einer Kutikularbildung eine dünnere oder dickere, flächenhafte (Membran, Lage

u. dgl.) oder nur einzelnen Zellen zugeordnete Differenzierung auf der Außenfläche eines Epithels, die vom Plasma chemisch verschieden ist. Unter den mannigfachen hierher gehörigen Kutikulen schließen an die bisher besprochenen, intrazellular entstandenen Kalkgebilde jene kalkigen Kutikularsubstanzen an, bei denen die Kalksalze in gelöstem Zustande, also ungeformt, von den Epithelzellen nach außen abgegeben werden; hier erst, also außerhalb der Zellen, beginnt der Kalk auszukristallisieren und gibt dadurch dem Sekret seine Strukturen. Bei einem derartigen Bildungsmodus besteht natürlich keine bestimmte Beziehung der einzelnen sezernierenden Zellen zu einem umschriebenen Abschnitt des fertigen Produktes. Den Typus solcher Kutikularbildung stellen die Schalen der Mollusken dar. Während bei ihnen das erzeugte Gebilde wenigstens über der sezernierenden Epithelfläche liegen bleibt oder gar einen gewissen Zusammenhang mit ihr behält, kann in anderen Fällen das Sekret von der sezernierenden Fläche auf eine neue Unterlage übertragen werden, so bei den kalkigen Eischalen der Vögel, Reptilien und Schnecken. In diesem Falle ist die Bezeichnung Kutikularbildung zwar gemäß dem herrschenden Sprachgebrauch nicht mehr üblich. Trotzdem erscheinen die beiderlei Bildungen aufs innigste verwandt als durch Kristallisationsprozesse geformte Sekrete. Bei den Molluskenschalen mag infolge der ständigen Berührung von Kutikula und Epithelfläche ein Einfluß der letzten auf die erste nicht ganz ausgeschlossen, wenn auch keineswegs wahrscheinlich dünken [1]), bei den Eischalen aber geht die Tätigkeit des Eileiterepithels über die Bereitstellung des Sekretes nicht hinaus. Hier wird also wohl am deutlichsten, daß die Strukturen nicht vitalen Ursprungs sind.

Die Sekrete, in denen die Kristallisationsvorgänge sich abspielen, enthalten stets neben den gelösten Kalksalzen organische Substanzen, die mit in den Aufbau der betreffenden Kutikula eingehen. Obwohl bei den kalkigen Bildungen dieser Art die organische Substanz an Menge hinter der anorganischen sehr stark zurückbleibt, so darf ihre Bedeutung für die Art der entstehenden Strukturen nicht unterschätzt werden. Wie man nach Kristallisationsversuchen mit Kalksalzen in

1) Abgesehen wird hier natürlich von Änderungen in der Menge und chemisch-physikalischen Zusammensetzung des Sekrets, die auf einen Wechsel in der Tätigkeit der sezernierenden Zellen zurückgehen und sich in den Kristallisationsvorgängen bemerkbar machen müssen, ferner von den Bedingungen, welche die Epithelfläche durch ihre Form evtl. auch durch ihre Bewegung schafft.

Leim-, Eiweißlösungen u. dgl. schließen darf [1]), wird das häufige Auftreten von Sphärokristallen („Calcosphäriten"), ferner die schlechte Ausbildung von Kristallflächen durch die Gegenwart solcher kolloidaler Substanzen begünstigt.

Die organische Substanz der Molluskenschalen (Conchin) kann auch für sich allein (ohne Kalk) als Kutikula z. B. Periostracum auftreten; derartige Kutikularbildungen zeigen gelegentlich außer einer lamellären Schichtung, welche die nach und nach erfolgte Abscheidung kennzeichnet, fibrilläre Differenzierung, also Strukturen, die der organischen Substanz an sich eigen sind und später ihre Besprechung finden werden (s. S. 194f.). In den stark verkalkten Schalenteilen dagegen hat man bisher nur solche Strukturen an der in ihren Aufbau eingegangenen organischen Substanz nachweisen können, die in engster Abhängigkeit von den kristallinischen Bestandteilen stehen, vielfach ihr Negativ darstellen: die organische Substanz wird nämlich hier durch die Kristallisationsvorgänge passiv geformt. Daher besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen verkalkten Schalen wie denen der Mollusken und etwa dem verkalkten Panzer eines Krebses, bei dem die organische Substanz Träger der Struktur ist und erst nachträglich mit Kalk imprägniert wird; Bildungen der letzten Art finden daher in einem späteren Abschnitt ihren Platz, gleichgültig ob der imprägnierende Kalk kristallinisch oder amorph ist (s. S. 246 f).

ABSCHNITT I

DIE SKELETTE DER STEINKORALLEN UND HYDROKORALLINEN [2])

Obwohl die kalkigen (Aragonit-) Skelette der Steinkorallen (Madreporarier), vom Weichkörper überkleidet, als innere Organe erscheinen, werden sie doch von der Außenfläche des Körpers, vom Ektoderm her, gebildet. Die Entwicklung des Kalkskelettes beginnt nämlich am Ektoderm der Fußscheibe des Korallenpolypen, mit der

1) P. Harting, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques, Verh. Kon. Akad. Wet. Amsterdam Bd. 13 (1873); W. Biedermann, Über die Bedeutung der Kristallisationsprozesse bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen, Z. f. allg. Physiol. Bd. 1 (1902), S. 154. 2) G. v. Koch, Über die Entwicklung des Kalkskelettes von Asteroides calycularis und dessen morphologischer Bedeutung, Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 3 (1882), S. 284; v. Heider, Die Gattung Cladocora Ehrenberg, Sitzber. Akad. Wiss., Wien, Math.

er seiner Unterlage aufsitzt. Indem die anwachsende Kalkablagerung die Wand des Weichkörpers in sein Inneres vortreibt, paſzt sie sich dabei im allgemeinen seiner Formgebung an, und so kommt das eingangs genannte Lageverhältnis von Weichkörper und Skelett zustande. Wie das Skelett derart bei einem Einzelpolypen zu einem gewissen Abbild seines Weichkörpers wird, so folgt es auch bei den koloniebildenden Formen den Knospungen und Verästelungen, die aus einem Einzeltier fortschreitend einen reich gegliederten Tierstock werden lassen. Die vom Korallenorganismus erzeugten Kalkmassen stellen bei den riffbildenden Arten gewaltige „Gesteins"massen dar, die in der Jetztzeit die Physiognomie gewisser Küsten und Inseln bestimmen und aus früheren geologischen Epochen als mächtige Ablagerungen hinterblieben sind, als das groſzartigste Beispiel eines Einflusses der Tierwelt auf die Gestaltung der Erdrinde.

Während über die Herkunft des Kalkskelettes vom Ektoderm kein Zweifel mehr besteht, gehen die Meinungen über die feineren Vorgänge bei seiner Bildung noch weit auseinander. G. v. Koch hat für die Anlage des Skelettes von *Asteroides* den bündigen Nachweis erbracht, daſz der Kalk in Form von typischen Sphäriten auftritt, die in polarisiertem Licht dunkle Kreuze zeigen und zuerst auſzerhalb des Ektoderms (zwischen der Fuſzscheibe des Polypen und seiner Unterlage) sichtbar werden. Sie bestehen häufig aus zwei Hälften, weisen deutlich radiäre Streifung auf und nehmen durch gegenseitige Wachstumsbeschränkung polygonale Gestalt an, wenn sie sich zu einer dünnen Platte zusammenfügen. v. Koch betont ausdrücklich, daſz innerhalb der Ektodermzellen Kalkkonkremente nicht wahrgenommen werden konnten, es sich also um ein nachträglich kristallisierendes Ausscheidungsprodukt handeln müsse.

v. Heider dagegen kam zuerst durch Untersuchung des Skelettes von *Cladocora* später auch bei *Dendrophyllia* zur Überzeugung, daſz der Kalk im Inneren von Zellen (Chalicoplasten) entstehe, die (aus dem Ektoderm) in eine zuerst ausgeschiedene gallertartige Masse einwanderten und hier in ihrem Plasma Kalknadeln zur Abscheidung brächten, bis schlieſzlich unter Verlust des Kernes die ganze Zelle verkalke und mit entsprechend metamorphorsierten benach-

naturwiss. Kl. Bd. 84, I. Abtl. (1882), S. 634, Korallenstudien in Z. f. wiss. Zool. Bd. 44 (1886), S. 107; Maria M. Ogilvie, Microscopic and systematic study of Madreporarian scelet, Philos. Trans. Ser. B. Vol. 187 (1896), p. 83; Krempf, Sur la formation du squelette chez les Hexacoralliers à polypier, C. R. Acad. Paris Vol. 144 (1907), p. 157; Moseley, Challenger Report, Zoology, Vol. 2 (1881). Vgl. auch den von Ogilvie-Gordon verfaſsten Abschnitt (S. 75—77) in Grundzüge der Palaeontologie von Zittel, I. Abt. Invertebrata, München und Berlin 1910.

barten zur Skelettmasse verschmelze. Im Zusammenhang damit erwägt v. Heider Analogien zur Spiculabildung bei den Oktokorallen.

Während v. Heider seine Anschauungen mit einer gewissen Reserve äußert, vertritt M. Ogilvie eine ähnliche Auffassung mit aller Entschiedenheit. Auf Grund einer eingehenden Untersuchung zahlreicher rezenter und fossiler Korallen vornehmlich an Schliffen, gibt sie folgende Darstellung. Das Steinkorallenskelett besteht aus Kalklamellen, die nacheinander gebildet werden und von denen jede aus verschmolzenen Calicoblasten zusammengesetzt ist. Die letzten sind ektodermale Zellen, die den Kalk in Form einer oft schuppen- oder büschelartigen Gruppe von Aragonitfasern abscheiden, wobei schließlich die Zellgrenzen und die organische Substanz der Zellen bis auf Reste verloren geht. Die Gesamtanordnung der verkalkten Schüppchen soll durch eine entsprechende der Calicoblasten im lebenden Tier bestimmt sein.

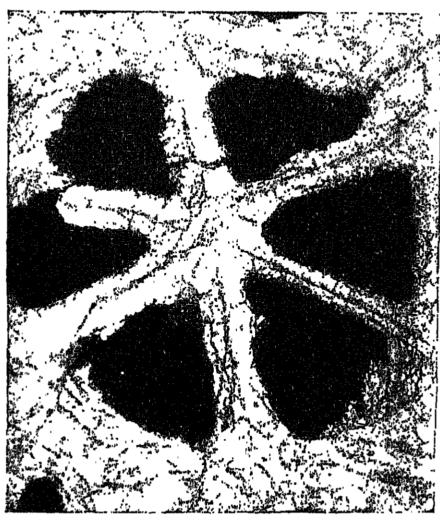
Krempf (a. a. O.) hat eine vermittelnde Stellung zwischen diesen beiden gegensätzlichen Anschauungen eingenommen, indem er und zwar bei *Seriatopora* den Kalk innerhalb der Ektodermzellen entstehen, dann aber aus ihnen austreten läßt, ein Vorgang, der sich vielfach bei derselben Zelle wiederholen soll, bis schließlich die Zellen selbst in die Kalkmasse hineingeraten, wo ihre Gegenwart durch hier und da zerstreute Kerne nachgewiesen werden kann.

Wenn so die Einzelheiten beim Entstehen des Madreporarierskelettes noch unzureichend geklärt sind, muß es vorläufig dahin gestellt bleiben, ob die Skelette der Steinkorallen in ihrer Gesamtheit als kristallinische Kutikularbildungen gelten können; doch mögen sie vorläufig hier ihren Platz finden.

Zerdrückt man Stücke der die Einzelpolypen verbindenden Kalkmasse (des Coenenchyms) von *Galaxea,* einem Objekt, das sich durch Ogilvies Untersuchung als besonders geeignet erwiesen hat, so hält es nicht schwer, an manchen Bruchstücken die Zusammensetzung aus den kleinen, von dieser Autorin beschriebenen „Kalkschüppchen" zu erkennen, und hier und da an ihrem Rande die letzten kristallinischen Elementarteile als büschelig angeordnete, feine, zugeschärfte Nadeln wahrzunehmen, deren optischer Charakter negativ in bezug auf die Nadelachse ist.

Auch an Schliffen anderer Formen kommt man zur Überzeugung, daß nadelige Kalkkristalle, deren Anordnung allerdings wechselnd sein kann, die letzten Bauteile des Steinkorallenskelettes ausmachen, wie auch bereits Koelliker und v. Ebner sich geäußert haben. Man erhält also stets Erscheinungen der Aggregatpolarisation. Im einzelnen sind die Bilder je nach der unter-

suchten Form und der Richtung, in welcher die Polyparien durchschnitten werden, sehr verschieden, worauf hier nicht näher einge-


Eva du Bois-Reymond phot.
a


b

Abb. 59. Schliff durch das Skelett einer Steinkoralle (Stylophora) *a)* Polypar quer getroffen. Vergr. 55 : 1, *b)* Coenenchym (parall einem Polypar). Vergr. 15 : 1.

gangen werden kann. Es sei nur zur Illustration auf die Abbildungen verwiesen, von denen Abb. 59 a einen Schliff durch *Stylophora* darstellt, der ein Polypar quer getroffen zeigt, Abb. 59 b dagegen die eisblumenartige Struktur des Coenenchyms aufweist, wie sie dort zu sehen ist, wo der Schliff annähernd parallel zur Längsachse eines Polypen geht. In Abb. 60, einem Schliff durch das Skelett von *Madrepora*, treten die dunklen linienartigen Wachstumszentren deutlich hervor. Bei dieser Form ist es auch empfehlenswert, statt der mühsam herzustellenden Schliffe, die sehr dünnen Septen herauszupräparieren und in toto zu untersuchen.

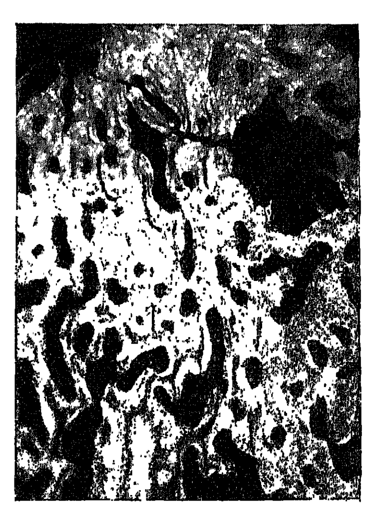
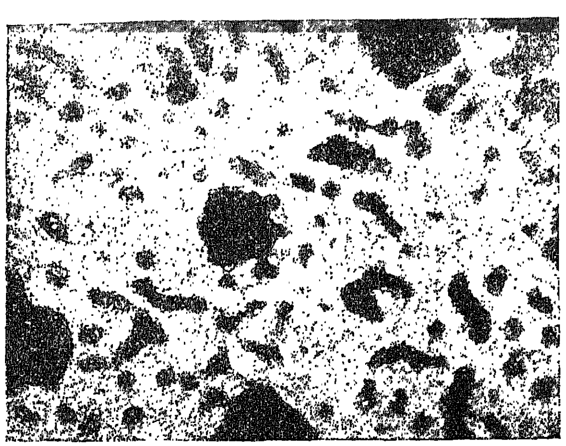

Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 60. Schliff durch das Skelett einer Steinkoralle (Madrepora). Vergr. 15 : 1.

Dem Skelett der Madreporarier in der äußeren Erscheinung ähnlich ist das Kalkskelett der Hydrokorallinen, einer zu den Hydrozoen gehörigen Polypengruppe, deren Angehörige im all-

gemeinen ein aus rein organischer Substanz bestehendes Kutikularskelett (s. S. 219) besitzen. Bei den hier in Frage kommenden Formen aber, die sich übrigens auch am Aufbau von Korallenriffen beteiligen können, ist ein steinhartes Skelett vorhanden, das ganz überwiegend aus kristallinischem Kalk und zwar Aragonit besteht. Abb. 61 gibt einen Schliff durch eine *Millepora*-art wieder; die großen Lücken sind die Räume für die Nährpolypen, die kleinen für mundlose Tastpolypoide, welche die ersten in größerer Zahl umgeben.



Eva du Bois-Reymond phot. Vergr. 55 : 1.
Abb. 61. Schliff durch das Skelett einer Hydrokoralline (Millepora).

Auch hier erweisen sich als letzte Bestandteile des Skelettes feine Kalknädelchen, die ziemlich regellos gelagert erscheinen, aber nach H. N. Moseley auch als fibrokristallinische Lamellen erscheinen können, deren Faserverlauf sich bei benachbarten unter allen Winkeln kreuzt.[1])

ABSCHNITT II

DIE SCHALENBILDUNGEN DER MOLLUSKEN
INSBESONDERE BEI MUSCHELN[2])

Die Schalenbildungen der Mollusken bieten, wie einen großen Reichtum der äußeren Form, so in den feineren Strukturen und dem-

1) Hier mögen auch die kalkigen Röhren der Ringelwürmer kurz erwähnt werden, die nach Bütschli aus Calcit bestehen. Kelly fand die Röhre von *Serpula* aus sehr kleinen prismatischen Nadeln zusammengesetzt (die sie zwar als „Conchit" = Aragonit ansprach), die im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche angeordnet waren, was sich daraus ergab, daß im Tangentialschliff negativ einachsige Achsenbilder beobachtet werden konnten. Auch bei den Polychaeten finden sich ähnliche Übergänge im Material der Röhren, wie sie vorher für das Skelett der Hydrozoen erwähnt wurden, indem sie teils aus organischer Substanz (gegebenenfalls unter Aufnahme von Fremdkörpern) oder aber aus kalkigem Material bestehen.
2) Vgl. zur allgemeinen Orientierung die zusammenfassende, von ausführlichen Literaturnachweisen begleitete Darstellung von W. Biedermann in seiner Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen (Wintersteins Handbuch d. vergl. Physiol. Bd. 3 (1914), Jena); ferner vom gleichen Autor „Sekretion und Sekrete" in Pflügers Arch f. d. ges. Physiol. Bd. 167 (1917), S. 1.

gemäß auch im Verhalten zwischen gekreuzten Nicols erhebliche Unterschiede dar. Hier nur einigermaßen Vollständigkeit erzielen wollen, hieße den Umfang dieses Abschnittes ins Ungebührliche ausdehnen. Nur das grundsätzlich Wichtige soll an Beispielen erläutert werden.

So vieles auch auf diesem Gebiet zu tun übrig bleiben mag, eines ist aus den bisherigen Untersuchungen mit Sicherheit zu entnehmen, daß nämlich die kalkigen Schalen der Mollusken gerade als Typus derjenigen geformten Sekrete gelten können, die ihre Strukturen Kristallisationsprozessen (des kohlensauren Kalks) verdanken. Dieser Auffassung zum endgültigen Durchbruch gegenüber anderen verholfen zu haben, ist das Verdienst von W. Biedermann, und unter den sehr verschiedenen Wegen, die zu diesem Ziele führten, erwies sich die polarisationsmikroskopische Untersuchung der Molluskenschalen als einer der erfolgreichsten. Wir beschränken uns darauf, das bestbekannte Objekt, die Schalen der Muscheln, zum Kern unserer Darstellung zu machen und zwar jener Formen, die durch den Besitz einer Prismen- und Perlmutterlage ausgezeichnet sind. Mehr als Ergänzung sollen dann die Schalenbildungen bei den übrigen Mollusken abgehandelt werden.

Die Molluskenschale wird im allgemeinen von dem Teil der einschichtigen Epidermis gebildet, der den „Mantel" außen bekleidet, wenngleich gelegentlich auch andere Teile z. B. der Fuß (Deckel mariner Schnecken, Winterdeckel der Weinbergschnecke) zur Erzeugung ähnlicher Hartteile fähig sind. Das Wachstum der Schale geht mit dem des Mantels Hand in Hand und erfolgt appositionell, derart, daß einmal neue Kalkmassen an ihrem Rande ansetzen (Flächenwachstum), andererseits aber die bereits vorhandenen dadurch verdickt werden, daß von innen her neue Schichten aufgelagert werden (Dickenwachstum). Dieser Vorgang erfährt nun dadurch eine gewisse Komplikation, daß bestimmte Zonen des Mantels (kalkhaltige) Sekrete verschiedener Beschaffenheit liefern können, was mit sich bringt, daß die Kristallisationsvorgänge an den verschiedenen Stellen anders ausfallen und so Schalensubstanzen von abweichender Struktur entstehen, die sich in gesetzmäßiger Weise zu der ganzen Schale zusammenfügen.

Der bekannteste Fall dieser Art ist bei den Unioniden (Flußmuscheln) gegeben. Der äußere, braune, nur aus organischer Substanz bestehende Schalenüberzug, das Periostracum, entsteht in einer Spalte (Mantelfalte) an der freien Kante des Mantels, der bei den Muscheln als eine vom Rücken herabfallende Hautfalte

rechts und links den Körper einhüllt. Von hier aus schlägt sich das Periostracum auf die Außenseite der Schale um und wird nun von seiner Bildungsstätte aus nachgeschoben in dem Maße, wie der Mantel und mit ihm die Schale wächst. Auf der Außenseite des Mantels, seinem Rand entlang, erzeugt eine schmale Epithelzone das Sekret zur Bildung der Prismen, die also über sich das Periostracum bereits vorfinden. Der Rest des Mantels liefert die zu innerst gelegene Perlmutterschicht, welche auf der Unterlage der Prismen ansetzt (vgl. Abb. 72, S. 159). Hat die Anlagerung von Perlmutter an der Innenseite der Prismen begonnen, so ist deren Wachstum abgeschlossen, und eine weitere Verstärkung der Schale erfolgt nur noch durch Apposition von Perlmutter. So kommt die Zusammensetzung der Schale aus drei Schichten zustande, von denen das Periostracum die Schale außen, die Perlmutterschicht innen überkleidet, während die mittlere Prismenlage nur im Randgebiet der Schale und zwar auf ihrer Innenseite in einer schmalen Zone freiliegt.

Wenn also in solchen Fällen normalerweise bestimmte Zonen des Mantels ein Sekret von besonderer Beschaffenheit liefern, so können doch unter gewissen Umständen, etwa bei der Ausbesserung einer Schalenverletzung und auch bei der Perlbildung, jene Abschnitte, die für gewöhnlich Perlmutter erzeugen, Periostracum und Prismen liefern, also einen „Funktionswechsel" zeigen.

Die Unterschiede der Schalensubstanzen bei den einzelnen Formen brauchen sich nicht nur auf Form, Größe und Lagerung ihrer kristallinischen Bausteine oder auf einen wechselnden Anteil der organischen Substanz zu beschränken, sondern können sich auch darin äußern, daß hier der Kalk als Aragonit, dort aber als Kalkspat ausfällt; ja es gibt Schalen, die zum Teil aus der einen, zum Teil aus der anderen Modifikation des kohlensauren Kalkes gesetzmäßig aufgebaut sind. So erweist sich z. B. bei der Seeperlmuschel (*Meleagrina*) und ihren Verwandten (den Aviculiden) die Prismenschicht als Calcit, die Perlmutterlage dagegen, wie stets, als Aragonit; bei den Unioniden des Süßwassers dagegen besteht die Prismenschicht aus Aragonit.

1. CALCIT- UND ARAGONITPRISMEN, PERLMUTTER, HELLE SCHICHT, PERLEN

Calcit- und Aragonitprismen.[1]) Wie bereits vorher bemerkt, findet sich in der Schale zahlreicher, aber keineswegs aller

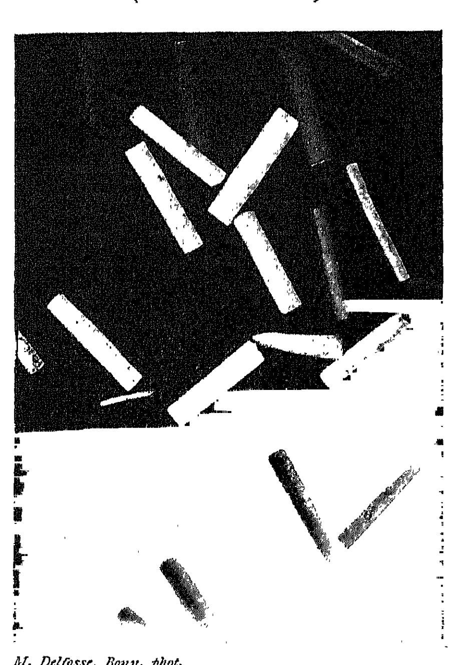
1) Vgl. außer der auf S. 144 genannten Zusammenfassung von W. Biedermann: H. Karny „Optische Untersuchungen zur Aufklärung der Struktur der Muschelschalen" Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math. naturwiss. Kl., Bd. 122 (1913), Abt. III, S. 207 und W. I. Schmidt, Über den kristallographischen Charakter der Prismen in den Muschelschalen, Zeitschr. f. allg. [illegible] (1921), S. 191.

Muscheln — z. B. gut entwickelt bei den Unioniden im Süßwasser und den Aviculiden und Mytiliden in der See — eine oberflächliche, bezw. unter dem Periostracum gelegene Schicht, die nach der Form ihrer Bauteile die Prismenschicht genannt wird. Diese Prismen sind gerade oder leicht gekrümmte, säulen- bis fadenförmige Kalkgebilde von mehr oder minder regelmäßigem polygonalem Querschnitt, die im allgemeinen mit ihrer Längsachse senkrecht zur Schalenfläche stehen und unter einander durch Conchin verkittet sind. Sie reichen mit ihrer Länge nicht stets durch die ganze Dicke der Prismenlage hindurch, sondern keilen sich zum Teil aus. Dadurch kommt in Flächenschliffen der Prismenschicht, die gemäß dem polygonalen Querschnitt des einzelnen Prismas ein mosaikartiges Bild darbieten, eine eigenartige Erscheinung zustande: die auskeilenden Prismen sehen viel dunkler als ihre Umgebung aus, weil das durchfallende (gewöhnliche) Licht an ihren kegelförmigen Abschnitten mehr oder minder reflektiert wird (Bütschli). Daß es sich hierbei um eine optische Erscheinung, nicht etwa um eine Einlagerung von Pigment in gewissen Prismen handelt, folgt aus Längsansichten der Prismen (Querschliffen der Prismenschicht, Untersuchung isolierter Prismen), bei denen derartige Helligkeitsunterschiede nicht zu beobachten sind.

Obwohl die Prismen überall da, wo sie vorkommen, eine allgemeine Übereinstimmung in der äußeren Form aufweisen, ist doch ihr kristallographischer Charakter grundverschieden, indem jedes Prisma entweder einem einzigen Kalkspatindividuum (bezw. einer geringen Anzahl von solchen) oder aber einem keilförmigen Ausschnitt aus einem Sphärokristall von Aragonit entspricht, woraufhin wir kurz Calcit- und Aragonitprismen unterscheiden wollen. Dieses abweichende Verhalten im Aufbau der Prismen und im mineralogischen Charakter ihres Kalkes deckt sich, soweit bisher bekannt, mit systematischen Kategorien, indem den Aviculiden und Mytiliden Calcitprismen, den Unioniden aber Aragonitprismen zukommen. Dieser für eine morphologische Betrachtungsweise erstaunliche Gegensatz der beiden Prismenarten gründet sich auf Prüfung von Härte, Spaltbarkeit, Ätzfiguren, spezifischem Gewicht und auf ihr Verhalten bei der Meigenschen Reaktion (Leydolt, Rose, v. Ebner, Biedermann, Bütschli), ferner auf die abweichenden Zerfallserscheinungen, die sie beim Lösen in Säure darbieten (W. I. Schmidt a. a. O.) und schließlich, was im Folgenden vor allem berücksichtigt wird, auf ihre polarisationsmikroskopische Prüfung. Die letzte wird außer an Schliffen in verschiedener Richtung durch

die Prismenlage, bezw. die ganze Schale, auch zweckmäßig an isolierten Prismen vorgenommen, die man leicht erhält, wenn Stücke der Prismenschicht in Kalilauge gekocht und dann einem scherenden Druck zwischen Glasplatten ausgesetzt werden.

Isolierte Calcitprismen insbesondere von der Steckmuschel *(Pinna nobilis)* und Miesmuschel *(Mytilus edulis,)* erscheinen zwischen gekreuzten Nicols in Diagonalstellung maximal hell und löschen (mehr oder weniger genau) parallel zu ihrer Längsrichtung vollkommen und gleichmäßig aus (Abb. 62). Jedes von ihnen verhält sich also wie ein einheitlicher (Kalkspat-) Kristall, dessen Schwingungsrichtungen ungefähr längs und quer zur morphologischen Achse des Prismas gehen.[1]) Zu ähnlichen Ergebnissen kommt man auch bei der Untersuchung dünner Querschliffe durch die Prismenlage von *Pinna,* wobei besonders auffällt, daß nicht alle Prismen genau zugleich auslöschen, also die Schwingungsrichtungen in benachbarten nicht streng parallel gehen, sondern kleine Abweichungen darin bestehen. Immerhin ist die Orientierung so genau, daß auch ein Querschliff im ganzen maximale Helligkeit unter $\pm 45^0$ gibt und parallel zu seiner Kante fast völlig auslöscht. Flächenschliffe durch die Prismenlage von *Pinna* bieten einzelne „Felder" (je einem Prismenquerschnitt entsprechend) unter allen Azimuten in gleichbleibender mäßiger Helligkeit dar; andere Felder dagegen lassen einen viermaligen Wechsel von Helligkeit und Dunkel bei einer Drehung des Objekttisches um 360^0 wahrnehmen. Prüft man die ersten in konvergentem Licht, so erscheint das Interferenzbild eines einachsigen Kristalls von negativem Charakter und zwar zentrisch im Sehfeld des Konoskops, bei den letzten aber



M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 62. Calcitprismen der Steckmuschel (Pinna), isoliert. Vergr. 50 : 1.

1) Sofern nicht anderes ausdrücklich bemerkt ist, wird hier unter Prisma immer das morphologische Prisma, nicht etwa das kristallographische, verstanden.

ist das Achsenbild exzentrisch verschoben. Daraus ergibt sich unter Berücksichtigung der vorher mitgeteilten Beobachtungen, daſz jedes Calcitprisma von *Pinna* einem einheitlichen Kalkspatkristall entspricht, dessen optische Achse ungefähr mit seiner Längsachse zusammenfällt. Daſz der Hauptschnitt des Kristalls durch die Prismenlänge geht, läſzt sich auch aus dem Wechsel der Lichtbrechung der Prismen über dem Polarisator allein entnehmen: parallel dessen Schwingungsrichtung sind sie matt konturiert (s. Regel S. 39).

Auch bei den Prismen von *Mytilus* (Abb. 63) läſzt sich das Achsenbild beobachten; doch ist zu berücksichtigen, daſz hierfür geeignete Schliffe (die ja die Prismen quer durchschnitten enthalten müssen) nicht wie bei *Pinna* parallel der Schalenfläche, sondern unter einem gewissen Winkel dazu angelegt werden müssen, weil bei der Miesmuschel die Prismenachsen stark gegen die Schalenoberfläche geneigt sind. Das Achsenbild, das man alsdann wahrnimmt, ist bei dem winzigen Querschnitt der einzelnen nadeligen *Mytilusprismen* (bis 1 μ herab) als Gesamtwirkung zahlreicher parallel gestellter Nadeln zu betrachten.



M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 63. Calcitprismen der Miesmuschel (Mytilus), isoliert. Vergr. 50:1.

Daſz bei *Pinna* nicht etwa jeder der (im Vergleich zu *Mytilus* sehr viel gröſzeren) Prismenquerschnitte ein Aggregat parallel verwachsener Elemente, sondern ein einzelnes Individuum ist, geht eindeutig daraus hervor, daſz die auf dem Querschnitt (aber auch auf den Längsflächen) des Prismas erzeugbaren Ätzfiguren innerhalb eines Prismas parallel stehen (v. Ebner). Da sie zu dem Umriſz des Querschnittes keine festgelegte Orientierung besitzen, so folgt daraus, daſz die polygonale Querschnittsform der Prismen nichts mit der Kristallgestalt zu schaffen hat, was übrigens auch bereits aus der regellosen Zahl der das Prisma längs begrenzenden Flächen und der wechselnden Gröſze der von ihnen eingeschlossenen Winkel mit Sicherheit zu entnehmen ist. Die polygonale Querschnittsform der Prismen hängt vielmehr mit ihrer Entstehung zusammen (s. u.).

Die Prismen der Seeperlmuschel *(Meleagrina)* bieten insofern ein von den bisher besprochenen Calcitprismen abweichendes Verhalten

dar, als sie wenigstens z. T. nicht einem Kristallindividuum entsprechen, sondern aus mehreren in unregelmäßiger Weise zusammengefügt erscheinen: „zusammengesetzte Prismen", wobei dann erhebliche Neigungen der optischen Achsen in den Komponenten gegen die Prismenachse auftreten („Klinoprismen" Karnys), im Gegensatz zu den eben besprochenen „Orthoprismen" bei *Pinna*. Dieser Aufbau läßt sich am einfachsten in Flachschliffen (Abb. 64) durch die Prismenschicht feststellen: einzelne der polygonalen Felder zeigen eine schon in gewöhnlichem Licht wahrnehmbare Unterteilung in zwei oder mehrere, durch zackige Linien begrenzte Komponenten, die in polarisiertem oft verschiedene Auslöschung darbieten. Da die Auslöschrichtung der Komponenten zusammengesetzter Prismen keine nähere Beziehung zur Oberfläche der Schale bezw. zur Form der Prismen erkennen läßt, so können Achsenbilder im Flachschliff nur gelegentlich wahrgenommen werden.

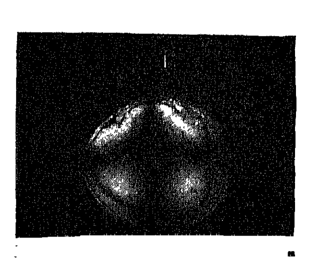


M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 64. Zusammengesetzte Prismen der Seeperlmuschel (Meleagrina) im Flachschliff. Vergr. 100 : 1.

Über die Bildung der Calcitprismen ist bisher wenig bekannt geworden. Nach Beobachtung bei der Hammermuschel (*Malleus*) zu schließen (vgl. W. I. Schmidt, a. a. O.), erscheinen im Mantelsekret, dem Periostracum angelagert, seitlich von den Flächen des kristallographischen hexagonalen Prismas begrenzte Kristalle, die beim Größerwerden nachbarlich aufeinanderstoßen und sich dadurch in der weiteren Ausbildung der Kristallflächen hemmen; an deren Stelle treten dann die Kontaktflächen, welche den Prismen ihre endgültige von der Kristallgestalt unabhängige Querschnittsform geben. Ist derart eine zusammenhängende Lage entstanden, so wachsen die einzelnen Kristalle oder Prismen, wie wir sie jetzt bereits nennen können, nur noch durch Anlagerung von neuer Substanz auf ihrer dem Mantel zugekehrten Fläche. Indem dieser Zuwachs in der Längsrichtung des Prismas periodenweise erfolgt, kommt es zu einer der Schalen- bezw. Mantelfläche parallelen Schichtung der Prismenlage (*Pinna, Malleus*) welche die Gesamtheit der Prismen einheitlich und zwar jedes einzelne geradlinig durchsetzt. Da,

wie bereits gesagt, die Schwingungsrichtungen in benachbarten Prismen nicht streng parallel gehen, so erhellt, daſz die genannte Wachstumsstreifung n i c h t eine optisch (bezw. kristallographisch) ausgezeichnete Richtung (etwa Schwingungsrichtung) ist. Besonders deutlich wird das an den zusammengesetzten Prismen von *Meleagrina,* bei denen die Wachstumsschichtung die Komponenten mit verschiedener Lage der optischen Achsen im gleichen Prisma ganz unbekümmert um diese Unterschiede geradlinig durchschneidet. Die Wachstumsschichtung läſzt sich durch Säurebehandlung verdeutlichen, ja bis zu einem Zerfall der Prismen in Querscheiben steigern (vgl. W. I. S c h m i d t, a. a. O.). Es kommen also den Calcitprismen trotz ihres optisch einheitlichen Verhaltens (wie bei *Pinna)* Strukturen zu, die nichts mit dem Raumgitterbau zu tun haben, sondern durch die Art bestimmt werden, in welcher der Organismus das kalkhaltige Sekret abscheidet.



a b c

Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 65. Jugendliche Schalen der Miesmuschel (Mytilus) *a* Larvenschale (Prodissoconcha) ohne Prismen; *b* die Calcitprismen als schmaler Saum am Rande der Prodissoconcha angelegt; *c* Prismenschicht weiter entwickelt. Vergr. 70 : 1.

Über einige Verhältnisse bei der P r i s m e n e n t w i c k l u n g von *Mytilus* geben Abb. 65 a—c Aufschluſz. Die planktonisch lebende Larve der Miesmuschel besitzt eine Schale (Prodissoconcha) ohne Prismen (Abb. 65 a). Erst nach dem Festsetzen des Tieres mittels

des Byssus beginnt am Rand der Prodissoconcha die Anlage der Prismenschicht der endgültigen Schale, indem dicht beieinander gelegene, radial weisende Büschel nadeliger Calcitkristalle auftreten, deren jeder ein junges Prisma darstellt (Abb. 65b). Die Prismenschicht, die zunächst nur als schmaler Saum der Larvenschale erscheint, verbreitert sich bald (Abb. 65 c) so, daſz sie die Larvenschale an Flächenentwicklung übertrifft, und zwar einmal dadurch, daſz die erst angelegten Nadeln weiter in die Länge wachsen, wobei ihre freien, dem Mantel zugekehrten Enden deutlich kristallinische Zuschärfung erkennen lassen, dann aber auch dadurch, daſz auf der Innenseite der Prismenlage neue Kristallnadeln bezw. Büschel von solchen angelegt werden. Mit dem Auswachsen der Nadelbüschel ordnen sich ihre einzelnen Elemente mehr und mehr parallel, sodaſz in der jungen Prismenschicht Sektoren vorhanden sind, die gemeinsam auslöschen, im allgemeinen aber radiale Richtung einhalten. So bieten solche kleine Mytilusschalen in polarisiertem Licht auſzerordentlich zierliche Bilder dar: die Larvenschale erscheint von einem Sphäritenkreuz durchsetzt (Genaueres darüber s. S. 163 f), dessen Balken in der Prismenschicht, die in lebhaften Interferenzfarben erstrahlt, ihre Fortsetzung erfahren (Abb. 65). Auf diesen Stadien beginnt an der Innenseite der Prodissoconcha und der ältesten Bezirke der Prismenschicht bereits die Ausbildung der Perlmutterlage (s. S. 159 f).

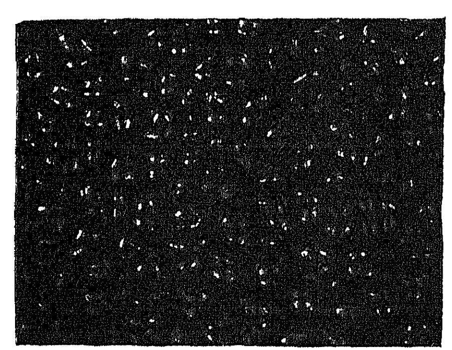


M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 66. Aragonitprismen der Teichmuschel (Anodonta) isoliert. Vergr. 50 : 1.

Wenden wir uns nunmehr den A r a g o n i t p r i s m e n der Unioniden zu, so ergeben sich zunächst an den i s o l i e r t e n durchaus andere Erscheinungen in polarisiertem Licht: zwar erreichen auch sie die gröſzte Helligkeit unter ± 45° zu den Schwingungsebenen der Nicols, aber in Orthogonalstellung löschen sie nie vollkommen aus, sondern werden der L ä n g e n a c h von e i n e m d u n k l e n S t r e i-

fen durchzogen, der sich nach den Seiten hin zunehmend aufhellt (Abb. 66). Beim Drehen des Objekttisches wandert der dunkle Mittelstreifen nach der einen oder anderen Seite hin und verschwindet, lange bevor das Prisma die Diagonalstellung erreicht hat. Steht die Länge des Prismas parallel einer Schwingungsebene der Nicols, dann kann man bei stärkeren Vergrößerungen deutlich erkennen, daß es aus kleinen längs gerichteten nadelförmigen Kriställchen aufgebaut ist, indem einzelne von ihnen sich noch in optisch wirksamer Lage befinden, während die Mehrzahl auslöscht; da in der Diagonalstellung die meisten Elementarteile hell aufleuchten, so ist die Unterscheidung einzelner alsdann weniger gut möglich. Dem Querschnitt der Aragonitprismen, wie er im Flachschliff der Schale vorliegt, fehlt ein Achsenbild bei konoskopischer Betrachtung, dagegen zeigt ein jedes Prisma (in Flächenansicht dünner Randstellen der Schale, Abb. 67) ein negatives Sphäritenkreuz, das sich etwas verschieden verhält, je nach dem Niveau des Prismas, durch welches der Schliff geführt ist: in den zuerst gebildeten Teilen des Prismas nämlich, die ins Periostracum eingesenkt sind, erscheint nur ein dunkles Kreuz, in den übrigen außerdem konzentrische Interferenzringe, sodaß also ein Bertrandsches Kreuz gegeben ist, das am besten sichtbar wird, wenn man nicht auf die Schliffebene selbst, sondern auf den (gegebenenfalls nur ideell vorhandenen) Bildungspunkt des Prismas d. h. sein ältestes, zu äußerst in der Schale gelegenes Ende einstellt.



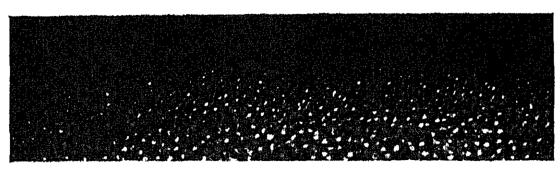
Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 67. Prismenlage der Teichmuschel (Anodonta) vom Schalenrand in Flächenansicht. Vergr. 280 : 1.

Bevor wir die Schlußfolgerungen aus diesen Erscheinungen ziehen, ein paar Worte über die an den Aragonitprismen zu beobachtenden Strukturen. Die ganze Prismenschicht läßt wie bei den Calcitprismen eine durchgehende Zuwachsstreifung erkennen. Aber dieselbe durchschneidet das einzelne Prisma nicht gradlinig, sondern in Form eines Bogens, der seine Konkavität dem äußersten, ältesten Teil des Prismas zukehrt. Ferner nimmt man an den Prismen eine Längsstreifung wahr, die auf ihre Zusammensetzung aus kleineren Elementarteilen (s. o.) zurückgeht, aber nicht etwa streng

parallel der Prismenachse verläuft, sondern leicht divergierend vom Bildungspunkt ausstrahlt. Nimmt man noch dazu, daſz die jüngsten Prismenanlagen (s. u.) rundliche Gebilde sind, die konzentrische Schichtung und radiäre Streifung erkennen lassen, so ergibt sich im Zusamenhang mit den geschilderten optischen Erscheinungen folgende, zuerst von Bütschli entwickelte Vorstellung vom Wesen der Aragonitprismen:

Jedes solche Prisma entspricht dem keilförmigen Ausschnitt aus einem Sphärokristall; seine Längsstreifung läſzt sich der radialen, seine Querlinien der konzentrischen Schichtung eines Sphärolithen vergleichen. Und so erweist sich der dunkle wandernde Mittelstreifen, den isolierte Prismen zwischen gekreuzten Nicols darbieten, als der eine Arm eines Sphäritenkreuzes, und die Erscheinungen an Querschliffen verhalten sich durchaus so, wie es radialen (ältere Teile des Prismas) oder tangentialen (jüngere) Durchschnitten eines Sphärokristalls eigen ist.



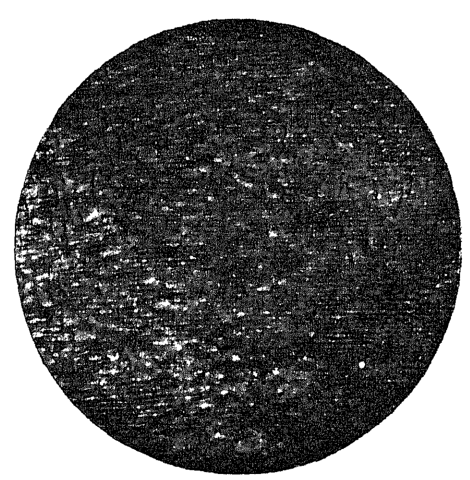
Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 68. Prismenbildung bei der Teichmuschel (Anodonta) am äußersten Schalenrand. Vergr. 70 : 1.

Daſz nur ein keilförmiger Ausschnitt eines Sphärolithen zur Ausbildung kommt, findet seine Erklärung in der Entwicklungsgeschichte der Aragonitprismen. Nahe dem Schalenrande unter dem Periostracum erscheinen in geringen Abständen voneinander kleine rundliche Anlagen (Abb. 68), die, etwas gröſzer geworden, konzentrische Schichtung und radiäre Streifung, ferner in polarisiertem Licht ziemlich unregelmäſzige negative Sphäritenkreuze zeigen. Heranwachsend stoſzen sie allmählich seitlich zusammen und begrenzen sich damit polygonal. Die polygonale Querschnittsform ist also eine Folge gegenseitiger Wachstumsbeschränkung. Ist dieser Zustand erreicht, dann kann die Anlage des Prismas nur noch an seinem inneren, dem Mantelepithel zugekehrten Ende weiterwachsen; es setzt also an der erst ausgebildeten Sphäritenscheibe nur noch in einer Richtung, der späteren Längsachse des Prismas, neues Material an; d. h. es wird nur noch ein Teil aus dem ganzen ursprünglichen Sphärokristall weitergeführt. Dadurch daſz der Zuwachs periodenweise erfolgt, wird die Querschichtung im Prisma erzeugt, die bei dem Sphärokristallcharakter der Anlage gebogene, parallele Linien darstellen muſz, die

ihre Konkavität dem Zentrum des Sphärolithen zukehren. Das Wachstum scheint sich nicht so zu vollziehen, daſz bei der Bildung einer weiteren Schicht von neuem Kristallkeime auftreten, sondern es werden auch die Nadeln der vorhergehenden verlängert, sodaſz also die kristallinischen Elementarteile aus einer konzentrischen Lage in die andere übergreifen. Wenigstens läſzt es sich nur so begreifen, daſz mit Säure behandelte Aragonitprismen nicht in Querscheiben zerfallen (wie bei Calcitprismen), sondern eine L ä n g s r i e f u n g erhalten, die auf der radialfaserigen Zusammensetzung dieser Gebilde beruht. —

P e r l m u t t e r.[1]) Die Schale der Nuculiden, Unioniden, Anatiniden, Mytiliden, Aviculiden unter den Muscheln, auch einiger Schnecken (z. B. *Turbo, Trochus, Haliotis)* und Tintenfische *(Nautilus)* ist auf ihrer Innenseite mit einer dünneren oder dickeren Lage einer Substanz bekleidet, die wegen ihrer schönen Farbenerscheinungen (vgl. darüber P a u l N e u m a n n a. a. O.) allgemein als P e r l m u t t e r bekannt ist. Allerdings ist zu bemerken, daſz „Perlmutter" glanz und -farbe kein untrügliches Merkmal dafür sind, ob eine gegebene Schalensubstanz hierher rechnet, wenn man die gleich zu besprechenden strukturellen und kristallographischen Eigenschaften dem Begriff Perlmutter unterlegt. Denn nicht nur können diese optischen Erscheinungen auch an Schalensubstanzen anderer Art auftreten, sondern echter Perlmutter fehlen sie sehr häufig, so bei vielen Unioniden und Mytiliden.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 69. Perlmutter der Malermuschel (Unio) im Querschliff. Vergr. 1000 : 1.

Echte Perlmutter bietet auf Quer- und Flachschliffen durch die Schale sehr charakteristische S t r u k t u r e n und damit innig verknüpfte p o l a r i s a t i o n s m i k r o s k o p i s c h e Erscheinungen

1) Vgl. insbesondere W. I. Schmidt, Bau und Bildung der Perlmuttermasse, (hier ausführliche Literaturangaben) erscheint in den Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 45; Zusammenfassung in Biol. Zentralbl. Bd. 41, (1921) S. 250 und Verh. D. Zool. Ges. 1921, S. 59; ferner die Marburger philos. Diss. von P a u l N e u m a n n „Über die optischen Erscheinungen der Perlmutter" und die S. 146 genannte Arbeit von K a r n y.

dar, die in ihrer Gesamtheit bezeugen, daſz diese Substanz ein Aggregat regelmäſzig geordneter — mit ihren optisch gleichwertigen Richtungen parallel gestellter — winziger tafeliger Aragonitkristalle ist. Schon hier sei vorausbemerkt, daſz die Aragonitnatur der Perlmutter, abgesehen von den im Folgenden mitzuteilenden Tatsachen, leicht durch die Meigensche Reaktion zu erbringen ist.

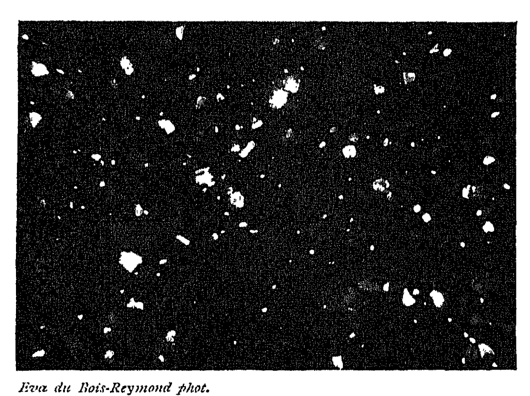
Dünne Querschliffe (ein geeignetes Objekt ist z. B. *Unio)* zeigen eine feine, der Schalenfläche annähernd parallel laufende Streifung, die durch zahlreiche sehr dünne (meist unter 1 μ starke) horizontal übereinander geschichtete Elementarlamellen bedingt ist, die durch Conchin verkittet sind. Jede dieser Elementarlamellen ist wieder aus einer Unmenge von tafelartigen Plättchen, den Perlmutterblättchen, zusammengesetzt, deren seitliche Grenzen auf dem Querschliff als feine Striche erscheinen, die senkrecht zur genannten Horizontalschichtung verlaufen und mit ihr zusammen eine backsteinbauartige Zeichnung ergeben (vgl. Abb. 69). Fallen die Querstriche in benachbarten Elementarlamellen übereinander, so kommt neben der Horizontalschichtung auch eine vertikale Gliederung am Querschliff zum Vorschein; wechseln sie dagegen von einer Elementarlamelle zur anderen immer nur um einen geringen Betrag, so entstehen treppenartige Bilder.

Flachschliffe geben zunächst Aufschluſz über den Umriſz der Perlmutterblättchen; ihre Grenzen machen sich nämlich durch eine unregelmäſzig polygonale „Flächenfelderung" (Durchmesser eines Feldchens etwa 15 μ) bemerkbar, die durch Ätzen mit Säuren verdeutlicht werden kann. Ferner zeigen sie zackige Linien; diese entsprechen den Bruchrändern frei ausstreichender Elementarlamellen, die stets Blättchengrenzen entlang gehen. Auch bei Schliffen, die den Elementarlamellen genau parallel gelegt sind, treten diese zackigen Linien auf und sind hier dadurch bedingt, daſz bei der auſzerordentlichen Feinheit der Elementarlamellen und den vergleichsweise groben Schleifmethoden ein Verdünnen einer Elementarlamelle durch Schleifen kaum jemals eintritt, sondern stets einzelne Perlmutterblättchen oder Gruppen von solchen aus dem Zusammenhang herausgerissen werden.

Durch Behandeln von Perlmutter mit Kalilauge, die das verkittende Conchin angreift, lassen sich die einzelnen Perlmutterblättchen als sehr feine, eckig oder leicht bogig begrenzte Plättchen von unregelmäſzig polygonalem Umriſz isolieren (Abb. 70).

Für das Verständnis der Bildung der Perlmutter und des Wesens ihrer Bausteine, der Perlmutterblättchen, hat sich als sehr wichtig das

Studium der natürlichen, dem Mantel zugekehrten Perlmutteroberfläche erwiesen. Ihre Ebene entspricht nicht etwa einer einzigen obersten Elementarlamelle, sondern stellt ein reich gegliedertes Terrassensystem von Elementarlamellen dar, deren freie, etwa wie Treppenstufen übereinander greifende Ränder bei schwachen Vergrößerungen insgesamt als eine maserungsartige Zeichnung (Wachstumsmaserung) auf der Innenseite der Schalen erscheinen, die an die oben erwähnten zackigen Linien auf den Flächenschliffen erinnert, aber nicht mit ihnen identisch ist. Am Rande jeder Terrasse vollzieht sich nämlich die Ausbildung neuer Perlmutterblättchen: hier treten in gewissem Abstand voneinander kleinste Anlagen auf, die insgesamt eine bandartige Zone zunächst völlig isolierter Gebilde (Wachstumszone) darstellen, die dem Rand der wachsenden Elementarlamelle vorgelagert ist und also auf der darunter gelegenen Terrasse ruht. Indem diese Anlagen der Perlmutterblättchen sich allmählich vergrößern, schließen sie unter einander zu einer Elementarlamelle zusammen, in der die Grenzen der einzelnen Blättchen als die beschriebene polygonale Felderung sichtbar bleiben.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 70. Perlmutterblättchen der Malermuschel (Unio), isoliert. Vergr. 200 : 1.

In dieser Weise wird also jede Elementarlamelle an ihrem Rande ausgebaut, in der Fläche vergrößert. Da sich aber dabei die freien Ränder einer Elementarlamelle über die darunter gelegene Terrasse allmählich ausdehnen, kommt auch an jeder so wachsenden Stelle eine Verdickung der Schale zustande. Es sei noch bemerkt, daß die Terrassen nicht etwa nur nach einer Seite abfallen, wie es in der Nähe des Schalenrandes sein kann, sondern meist einem Terrassengebirge vergleichbar sind, in dem zahlreiche oft kreisförmige Hochplateaus durch mancherlei Täler getrennt sind. Es findet nun auch auf den Hochplateaus eine Auflagerung neuer Perlmutterblättchen statt, sodaß trotz des allmählichen Ausbaus der Terrassen die Täler nicht ausgefüllt werden, weil in gleichem Maße

auch das Gebirge in die Höhe wächst und so das Terrassensystem nicht ausgeglichen wird, sondern dauernd erhalten bleibt.

Es ist nun höchst bemerkenswert, daſz die Anlagen der Perlmutterblättchen vor ihrer Verschmelzung sehr häufig aufs deutlichste dem rhombischen System angehörige Kristallflächen gut ausgebildet zeigen. Sie erscheinen nämlich als rhombische Plättchen oder symmetrische Sechsecke, die aus den ersten durch mehr oder minder weitgehende, quere Abstutzung der spitzen Rhombenecke hervorgehen, oder als rechteckige bis quadratische Täfelchen, indem nun auch noch am stumpfen Rhombenwinkel eine neue Fläche erscheint, sodaſz die des Rhombus ganz verdrängt sind oder aber z. T. erhalten bleiben, was alsdann achteckige Täfelchen ergibt. Schlechte Ausbildung der Kristallflächen führt in manigfachen Übergängen zu rundlichen Formen bei den Anlagen der Perlmutterblättchen. Schon diese Tatsachen lehren unzweideutig, daſz jedes Perlmutterblättchen als Kristallindividuum aufzufassen ist. Beim Heranwachsen der Perlmutterblättchen gehen allmählich die regelmäſzigen Kristallformen verloren, z. T. wohl dadurch, daſz sie sich gegenseitig im Wachstum stören, und damit treten an Stelle der Kristallflächen jene Kontaktflächen, die in ihrer Gesamtheit die unregelmäſzig polygonale Flächenfelderung ergeben.



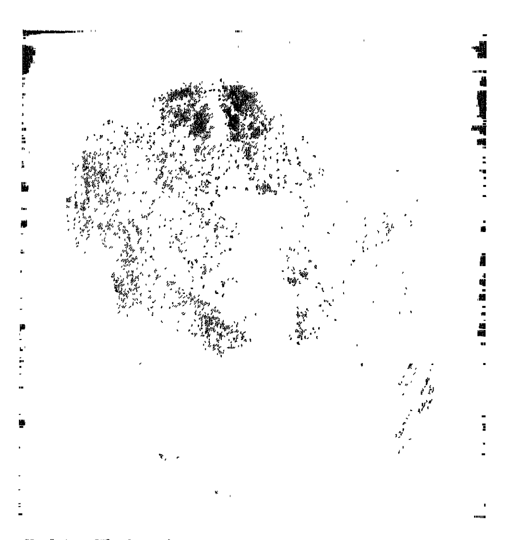
Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 71. Innenfläche der Perlmutterlage der Steckmuschel (Pinna); die wachsenden Perlmutterblättchen sind rechteckig ausgebildet und lassen daher schon bei schwachen Vergrößerungen ihre parallele Ausrichtung als Streifung der Oberfläche erkennen. Vergr. 80 : 1.

Weiter ist für das Verhalten der jungen Perlmutterblättchen in den Wachstumszonen charakteristisch, daſz sie keineswegs regellos angeordnet, sondern mit ihren kristallographisch gleichwertigen Richtungen untereinander parallel ausgerichtet sind, was sich besonders bei rechteckigen Plättchen, wie z. B. bei der Steckmuschel *(Pinna)*, schon unter schwacher Vergröſzerung als Streifung der wachsenden Fläche sehr auffallend merkbar macht (Abb. 71).

Gemäß dem Terrassenbau lassen sich zahlreiche, in verschiedenen Niveaus gelegene Elementarlamellen auf die Parallelanordnung ihrer heranwachsenden Bausteine zugleich überschauen, und so ergibt sich, daß in einer gewissen Tiefe und über gewisse Schalenstrecken hin die parallele Anordnung einigermaßen eingehalten wird. Demgemäß können wir die Perlmuttermasse als ein Aggregat parallel verwachsener Aragonitkristalle betrachten.

Ähnlich wie das Weiterwachsen einer bereits vorhandenen Perlmutterlage vollzieht sich die erste Anlage dieser Masse, wie man z. B. bei jungen *Mytilus*schalen (s. S. 151) hübsch verfolgen kann. Auf der Innenseite der jugendlichen nur aus der Prodissoconcha und der Prismenschicht bestehenden Schale tritt eine Aussaat von zunächst winzigen Aragonitkristallen auf, die sich beim ersten Erscheinen unter mäßiger Vergrößerung wie eine hellaufleuchtende Bestäubung des Schaleninnern in polarisiertem Lichte ausnehmen, wenn man die übrigen Schalensubstanzen nach Möglichkeit auf Auslöschung stellt (Abb. 72). Diese Anlage der Perlmuttermasse ist zunächst nur im mittleren Teil der Schale bemerkbar und schreitet von hier allmählich nach dem Rande fort, wobei immer neue kleinste Kristalle auftreten (Abb. 73 a). An bestimmten Stellen des Randes zeigen die Kristalle die Neigung, kleine Aggregate zu bilden (Abb. 73 b).

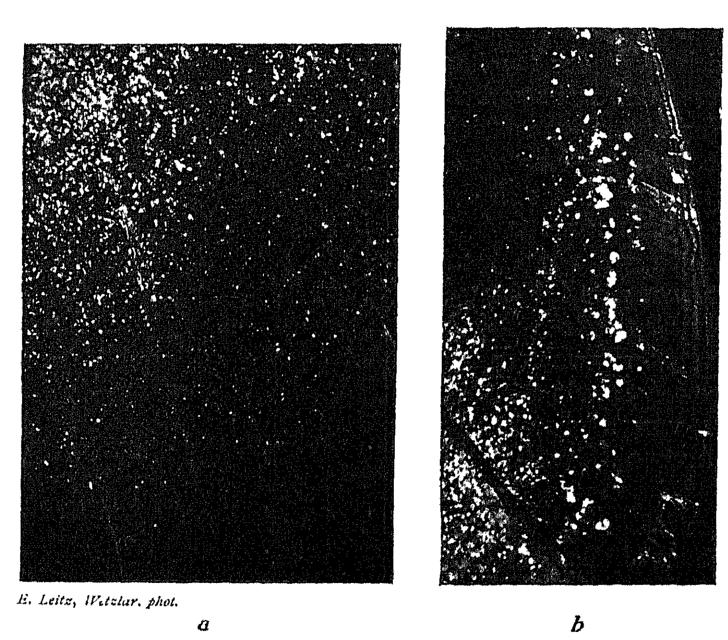


E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 72. Junge, aus Prodissoconcha und Prismenschicht bestehende Schale einer Miesmuschel (Mytilus), auf deren Innenseite die erste Perlmutteranlage als Aussaat kleinster Aragonitkristalle erscheint. Vergr. 60 : 1.

Bevor wir zur Beschreibung der optischen Erscheinungen an der Perlmutter übergehen, muß einiges über das diesbezügliche Verhalten rhombischer Kristalle vorausgeschickt werden. Sie gehören zu den optisch zweiachsigen Kristallen, und zwar hat Aragonit negativen Charakter der Doppelbrechung. Stellen wir uns den Aragonitkristall als eine rhombische Platte vor (stumpfer Winkel des Rhombus rund 116°, Abb. 74), wie sie in den sich bilden-

den Perlmutterblättchen oft vorliegt, so ist die eine kristallographische Achse a durch die kurze Rhombendiagonale, die zweite b durch die lange gegeben und die dritte c erhebt sich senkrecht auf dem Schnittpunkt der beiden andern. Durchläuft das Licht die Platte parallel zur kristal-



E. Leitz, Wetzlar, phot.

a *b*

Abb. 73. Bildung der Perlmutter am Innenrande einer jungen Miesmuschelschale (Mytilus) *a* Auftreten neuer kleinster Kristalle in der Peripherie, *b* Gruppenweise Zusammenlagerung von Perlmutterblättchen, Vergr. 60 : 1.

lographischen Achse c (also senkrecht zu ihrer Fläche), dann schwingen die beiden polarisierten Komponenten in a und b, und zwar die schnellere in der kurzen Rhombendiagonale, die langsamere in der langen, sodaſz die Auslöschrichtungen für diese Stellung der Platte durch die Diagonalen bestimmt werden. Geht aber das Licht parallel der Fläche durch die Platte, sodaſz also die Platte dem Beschauer ihre Kante darbietet, dann schwingt die eine Komponente und zwar die schnellere von beiden in c, die andere senkrecht zu ihr, d. h. die Auslöschung erfolgt für diese Lage der Platte parallel ihrer Kante. Prüft man die in horizontaler Lage befindliche Platte konoskopisch, so ist ein zweiachsiges Interferenzbild wahrnehmbar, dessen A c h s e n - e b e n e mit der l a n g e n R h o m b e n d i a g o n a l e übereinstimmt;

die kristallographische Richtung c kennzeichnet also die erste Mittellinie im Kristall.

Die zur ersten Mittellinie senkrechten Flächen eines rhombischen Kristalls, wie sie bei unseren Perlmutterblättchen als Ebenen der Täfelchen vorliegen, werden als „Basis" bezeichnet und dünne Platten, die von zwei Basisflächen begrenzt sind, nennt man in der Sprache der Kristallographie „tafelig nach der Basis ausgebildet". Die Flächen an unseren Kristalltäfelchen dagegen, welche den Rhombus formieren, heißen „rhombisches Prisma", sodaß eine solche rhombische Platte insgesamt von der Basis und dem rhombischen Prisma (p) begrenzt ist (Abb. 74 a). Weiterhin nennt man die Fläche, welche, senkrecht zur großen Rhombendiagonale angeordnet, die spitze Rhombenecke abstumpft, „Längsfläche" (l, Abb. 74b), die entsprechende an der stumpfen Rhombenecke „Querfläche" (q). Die oben genannten symmetrischen Sechsecke lassen sich daher genauer als Kombination von Basis, Prismen- und Längsfläche, die rechteckigen als Vereinigung von Basis, Längs- und Querfläche, die achteckigen als Kombination von Basis, Prismen-, Längs- und Querfläche beschreiben.

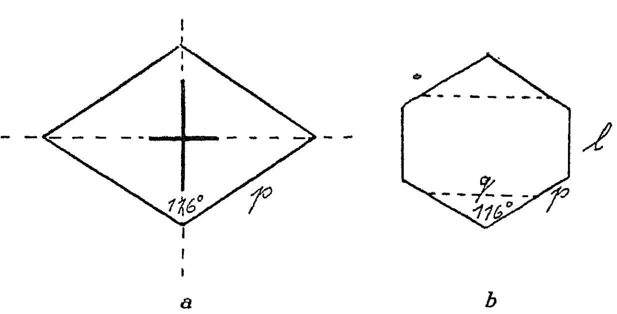


Abb. 74. Schema *a)* eines tafelig nach der Basis ausgebildeten rhombischen (Aragonit) Kristalls, der seitlich von den Prismenflächen p begrenzt ist, *b)* ein entsprechender Kristall, an welchem außerdem noch die Längsfläche l ausgebildet ist; die Querfläche q ist angedeutet; in *a)* sind die Schwingungsrichtungen durch ein Kreuzchen eingetragen.

Um die polarisationsoptischen Erscheinungen an der Perlmutter richtig beurteilen zu können, ist die Untersuchung isolierter Perlmutterblättchen oder dünner Schliffe nötig. Denn wenn auch, wie bereits nach dem Voraufgegangenen gesichert, Perlmutter ein Aggregat parallel verwachsener bezw. durch Conchin verkitteter, mikroskopisch kleiner Aragonitkristalle darstellt, so bedingt doch der Aggregatcharakter eine viel geringere Durchsichtigkeit, als sie einem einzelnen Aragonitkristall zukommen würde.

Isolierte Perlmutterblättchen erweisen sich zwischen gekreuzten Nicols als Kristallindividuen. Ob sie dem Beschauer Kanten- oder Flächenansicht darbieten mögen — bei einer

Drehung des Objekttisches um 360° werden sie viermal hell und viermal dunkel. Da die Seitenkanten der Täfelchen gewöhnlich nicht Kristallflächen entsprechen (s. o.), sondern die Fläche unregelmäßig polygonal begrenzt ist, so läßt sich für die Flächenansicht der einzelnen Blättchen die Lage der Schwingungsrichtungen meist nicht allgemeingültig nach der Umgrenzung festlegen. In der Kantenansicht dagegen erfolgt die Auslöschung parallel der Kante (d. h. also der Ebene des Täfelchens), und zwar erscheint der optische Charakter bezogen auf die Flächennormale (= I. Mittellinie) der Perlmutterblättchen als negativ.

Zu entsprechenden Ergebnissen gelangt man an Querschliffen, in denen die einzelnen Täfelchen ja ihre Kantenansicht darbieten. Auch sie zeigen bei Drehung des Objekttisches um 360° vierfachen Wechsel von Helligkeit und Dunkel, das letzte (wenn auch nicht ganz völlige Auslöschung) bei Parallelität der Lamellierung zu einer Schwingungsrichtung der Nicols. Sie verhalten sich also in der Tat so, wie es bei einem Aggregat parallel verwachsener Kristalle der Fall sein soll. Der optische Charakter eines Querschliffes ist negativ in bezug auf die Richtung senkrecht zur Lamellierung, was allerdings nur an sehr dünnen Schliffrändern über der Gipsplatte beobachtet werden kann. Schliffe in Auslöschstellung zeigen unter höheren Vergrößerungen in polarisiertem Licht in prächtiger Weise die backsteinbauartige Struktur, indem die Mehrzahl der Kristalle (Perlmutterblättchen) dunkel erscheint, einzelne aber mehr oder minder hell bleiben, die von der allgemeinen Orientierung in geringem Maße abweichen.

Auch hinreichend dünne Flachschliffe ergeben einheitliche Auslöschung. Deren Richtung steht in enger Beziehung zu einer oft am Flachschliff in gewöhnlichem Licht zu beobachtenden feinen Parallelstreifung (Reihenstreifung), die der einen Schwingungsrichtung (fast stets der Richtung kleinerer optischer Elastizität) [1]) entspricht. Stellt man Flachschliffe her, welche auf der einen (dem Objektiv zugekehrten) Seite die natürliche Oberfläche der Perlmutterlage mit den in Ausbildung begriffenen Perlmutterblättchen enthalten, so läßt sich leicht beobachten, daß die Schwingungsrichtungen den Diagonalen der rhombischen, bezw. den Seiten der rechteckigen Kristalle entsprechen, wie es bei unserer Deutung der Kristallformen (s. o.) nicht anders zu erwarten ist.

Konoskopisch betrachtet zeigen Flachschliffe (parallel der

1) Betreffs weiterer Einzelheiten vgl. W. I. Schmidt, Bau und Bildung der Perlmuttermasse, im Druck in den Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 45.

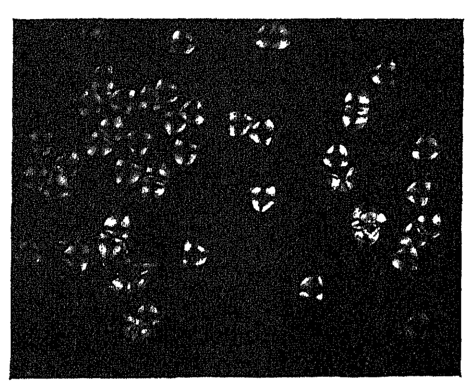
Lamellierung) wie bereits Brewster, Valentin, Dippel, Kelly u. a. angegeben haben, ein negativ zweiachsiges Interferenzbild (s. Abb. 13 S. 43). Die erste Mittellinie steht also senkrecht zum Flächenschliff, bezw. zur Ebene des einzelnen Täfelchens. Der Achsenwinkel ist allerdings nicht konstant und bleibt gewöhnlich hinter dem des minerogenen Aragonits zurück, was (wie auch Karny annimmt) durch Unregelmäßigkeiten in der Lagerung der Perlmutterblättchen und Elementarlamellen bedingt ist. Die Achsenebene fällt mit der vorhin gekennzeichneten zarten „Reihenstreifung" überein und geht somit, wie dem Aragonit eigen, der großen Diagonale des rhombischen Prismas parallel, was auch aus unmittelbarem Vergleich mit in Ausbildung begriffenen Perlmutterblättchen zu entnehmen ist. Schliffe, welche zu den Elementarlamellen geneigt sind, geben exzentrische Achsenbilder (Abb. 14, S. 44).

Das Ergebnis der polarisationsmikroskopischen Untersuchung steht also in voller Übereinstimmung zu der aus den Kristallformen gewonnenen Überzeugung, daß die letzten Bausteine der Perlmutter tafelig nach der Basis ausgebildete Aragonitkristalle sind, parallel zueinander und derart zur Schale ausgerichtet, daß ihre erste Mittellinie senkrecht zur Schalenfläche steht.

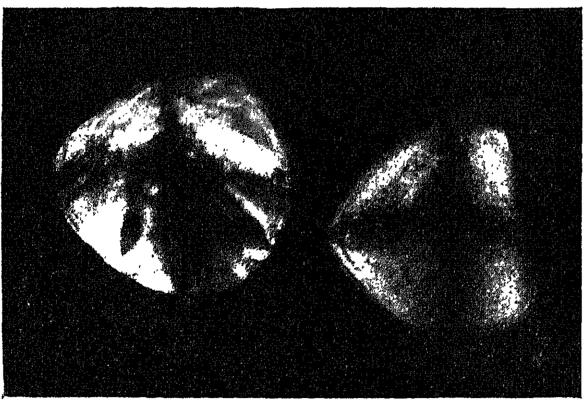
Die bisher besprochenen Verhältnisse wurden so dargestellt, wie sie sich an Schliffen von Schalen stücken ergeben, die gemäß dem jeweiligen Umfang des Tieres bald einen kleineren, bald einen größeren Teil einer ganzen Schale ausmachen. Prüft man nun eine Anzahl aus größeren Schalen herausgenommener Stücke optisch mit Rücksicht auf ihre Orientierung zur ganzen Schale, dann ergibt sich, daß die Achsenebene im allgemeinen senkrecht zu den Anwachsstreifen der Schale steht (Karny, Schmidt). Es besteht also auch eine Abhängigkeit der Orientierung der kristallinischen Bausteine von der Schalenform. Ihr Entstehen setzt voraus, daß mindestens die erst ausgeschiedenen Perlmutterkristalle gerichtet werden; das später ausgeschiedene Material kann dann in gleicher optischer Orientierung auf Grund der molekularen Richtkraft ansetzen. Über das Wesen des ersten Richtungsvorganges lassen sich z. Zt. nur Vermutungen äußern.

Daß die kristallinischen Bausteine in den Muschelschalen eine gesetzmäßige Anordnung auch mit Rücksicht auf das Schalenganze besitzen, läßt sich besonders schön bei kleinen Schalen beobachten, die für Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols in toto geeignet sind. Schon Valentin (1861) kannte die zierlichen dunklen, beim Drehen des Tisches sich leicht verzerrenden Kreuze in den Larven-

schalen (Glochidien) der Teichmuscheln (*Anodonta* Abb. 75), auf die später auch Kelly bei anderen kleinsten Schalen aufmerksam machte. Über der Gipsplatte bieten solche Schälchen ein Verhalten ähnlich einem negativen Sphärokristall dar. Die aus den Kiemen des Muttertieres entnommenen Larvenschalen von *Anodonta* bestehen aus Aragonit, wie ich mittels der Meigenschen Reaktion feststellte, und sind aus kleinsten polygonalen Blättchen zusammengefügt, die sich in polarisiertem Licht bei starker Vergrößerung wohl unterscheiden lassen (Abb. 76 rechts). Stücke der Glochidien konoskopisch geprüft, geben ein zweiachsig negatives Bild mit kleinem Achsenwinkel, sodaß also die erste Mittellinie senkrecht zur Schalenfläche steht. Obwohl also die Glochidien gemäß ihrer Aragonitnatur und der allgemeinen Orientierung der kristallinischen Bausteine zur Schalenfläche manche Übereinstimmung mit echter Perlmutter zeigen, fehlt ihnen anscheinend eine deutliche Ausbildung von Elementarlamellen, und daher mag es dahingestellt bleiben, ob ihre Masse wirklich den Namen Perlmutter verdient. Gelegentlich (Abb. 76 links) wachsen die kristallinischen Elementarteile der Glochidien durch irgendwelche Störung des gewöhnlichen Entwicklungsganges zu viel beträchtlicherer Größe heran, sodaß alsdann schon bei schwachen Objektiven die Zusammensetzung der Schale in polarisiertem Licht kenntlich wird.



Eva du Bois-Reymond phot.
Abb. 75. Larvenschalen (Glochidien) der Teichmuschel (Anodonta). Vergr. 10 : 1.



Eva du Bois-Reymond phot.
Abb. 76. Rechts ein normales d. h. aus sehr kleinen Aragonitkristallen aufgebautes Glochidium der Teichmuschel (Anodonta), links ein anormales, mit erheblich vergrößerten kristallinischen Bausteinen. Vergr. 70 : 1.

lkabscheidung in den aus Conchin vorgeformten Larven-
in ihren ersten Anfängen vollzieht, ist noch unbekannt;
ache, daſz gemäſz dem dunklen Kreuz eine einigermaſzen
ritische) Anordnung der einzelnen Bauteile um den
nkt herum bestehen muſz, legt es nahe, das erste
Kalkkristallen annähernd in der Mitte des Glochidiums
von dort aus schreitet dann das Wachstum radial nach
ort, wie sich ja auch aus dem strahligen Gefüge der
abnorm groſzen Elementarteilen zu ergeben scheint.
ibt dieser Wachstumsmittelpunkt auch für die Dauer-
en; da aber deren Vergröſzerung nicht allseitig gleich-
, sondern ventral am meisten, dorsal aber, wo durch das
geboten ist, am wenigsten gefördert wird (was ja auch
r Anwachsstreifen zum Ausdruck kommt), so verschiebt
zmittelpunkt in den älteren Schalen so, daſz er mehr und
isch zu liegen kommt: die Bausteine der Schale sind
geordnet, die von der Schloſzgegend zum Schalenrand
ıd senkrecht zu den Anwachsstreifen verlaufen.

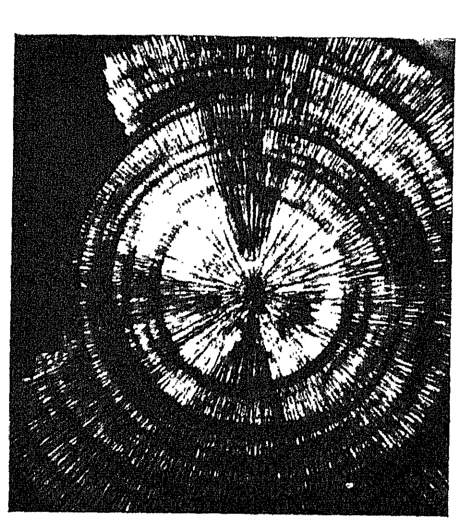
ommt dieses dunkle Kreuz bezw. der Charakter eines
ıärokristalls auch anderen Larvenschalen zu, z. B. denen
(vgl. Abb. 65 a—c, S. 151), über deren Beschaffenheit,
der Calcit, noch nichts ausgemacht ist, wenngleich das
heinlich sein dürfte. Bruchstücke solcher Prodissocon-
konoskopisch untersucht ein undeutlich zweiachsiges
h hier steht die optische Achse, bezw. die erste Mittel-
ht zur Schalenfläche. Die genannten Abbildungen
b. 72, S. 159) geben eine Vorstellung von den Verände-
as Sphäritenkreuz mit dem Heranwachsen der Schale all-
rt. —

icht.[1]) Der Perlmuttermasse optisch nahe verwandt ist
e Schicht, die an jenen Stellen des Schaleninnern auf-
n Muskeln ansetzen. Sie besteht gleich der Perlmutter
aber die Gliederung in Elementarlamellen fehlt ihr und
ie in Form von prismatischen Elementen, die
Schalenfläche gerichtet sind. Polarisationsmikrosko-
uchung bei der Seeperlmuschel *(Meleagrina)* und der
(Pinna) lehrt nun, daſz die Achse der Prismen der ersten
tspricht, und sie somit in bezug auf die Schalenfläche

lie helle Schicht nur in soweit behandelt, als sie bei Muscheln vor-
Perlmutter ausgekleidet sind; unberührt bleibt das Verhalten der
Muskelansätzen solcher Formen, die ganz anders aufgebaut sind.

wie die Perlmutterelemente ausgerichtet sind; auch hinsichtlich der Stellung der Achsenebene stimmt die helle Schicht mit der angrenzenden Perlmutter überein. Wir können somit in der hellen Schicht eine Abart der Perlmutter erblicken, die sich unter dem Einfluſz des Muskelansatzes entwickelt (Genaueres vgl. bei W. I. Schmidt a. a. O.).

Perlen.[1]) Echte Perlen[2]) entstehen dadurch, daſz kleine Teile des schalenerzeugenden Mantelepithels durch verschiedenartige Umstände (z. B. Eindringen von Fremdkörpern, Parasiten) in das Innere des Körpers verlagert werden, hier sich zu einem Bläschen, dem Perlsack, ausgestalten und dann — wie sonst auf der Manteloberfläche — Schalensubstanz erzeugen. Die Form des Perlsackes bedingt die meist kugelige, mehr oder minder regelmäſzige Gestalt der Perlen und zugleich die zentrierte Anordnung ihrer Bauteile, die nicht wie sonst annähernd auf einer Ebene, sondern auf einer Kugelschale zur Abscheidung kommen. Perlen können an sich bei allen schalenerzeugenden Mollusken vorkommen und finden sich tatsächlich bei mancherlei Muscheln und Schnecken; wir beschränken uns auf die Prüfung von Perlen solcher Muscheln, deren Schalen sich aus den bisher besprochenen Massen (Calcit- und Aragonitprismen, Perlmutter und helle Schicht) aufbauen, die also auch in den Perlen wiederkehren. Während für gewöhnlich jede dieser Substanzen von einer bestimmten Zone des Mantels geliefert wird (s. S. 146), vermag das Perlsackepithel alle hervorzubringen, und so entstehen Perlen, die mehrere verschiedenartige, konzentrisch geordnete, ja mehrfach miteinander abwechselnde Schichten enthalten.



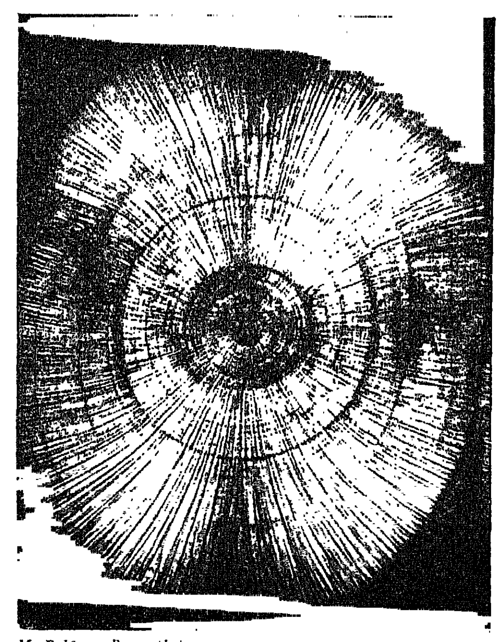
M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 77. Querschliff durch eine aus Calcitprismen aufgebaute Panamaperle (Meleagrina), mittlerer Teil. Vergr. 23 : 1.

1) Zur allgemeinen Unterrichtung über Perlen vgl. man E. Korschelt, Perlen, Altes und Neues über ihre Struktur, Herkunft und Verwertung, Fortschr. Naturw. Forschung von E. Abderhalden Bd. 7 (1912), S. 111; ferner W. I. Schmidt, Über den Bau der Perlen mit besonderer Berücksichtigung ihrer kristallinischen Elementarteile, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 97, Abt. I, (1923). 2) Im Gegensatz zu sog. Schalenkonkretionen, die dadurch zustande kommen, daß ein zwischen Mantel und Schale geratener Körper von Schalenstoffen überkleidet und mit der Innenseite der Schale verlötet wird.

Perlen von Handelswert müssen mindestens eine Rinde von Perlmutter besitzen.

Schliffe durch Calcitprismenperlen bieten gemäß dem so wechselnden Verhalten der Prismen bei den einzelnen Formen sehr verschiedenes Aussehen dar. Bei einer Panamaperle (von *Meleagrina,* Abb. 77) waren die prismatischen Bauelemente, deren jedes einem Calcitkristall entspricht (s. S. 148), sehr regelmäßig radial um den Bildungspunkt herum angeordnet und in mehrere konzentrische Lagen gegliedert, da die Prismenbildung einigemal während des Wachstums neu einsetzte. In polarisiertem Licht (Abb. 77) zeigte die Perle Auslöschung in ziemlich scharf begrenzten Sektoren, die je nach dem Azimut des Schliffes zu zweien oder zu vieren sichtbar waren und im letzten Falle sich zu einem dunklen Kreuz zusammenfügten. Dieses Sphäritenkreuz findet darin seine Erklärung, daß im allgemeinen die Auslöschung der Prismen parallel zu ihrer Längsachse erfolgt, also bei ihrer radiären Anordnung diejenigen von ihnen, welche jeweils in eine Schwingungsrichtung der Nicols entfallen, dunkel erscheinen müssen. Eigenartigerweise ändert sich die Auslöschrichtung in der vorliegenden Perle in bezug auf die Prismenachse über gewisse Bezirke hin derart, daß sie für eine Anzahl benachbarter Prismen hinsichtlich der ganzen Perle die gleiche bleibt, was zum Auslöschen der Sektoren führt.



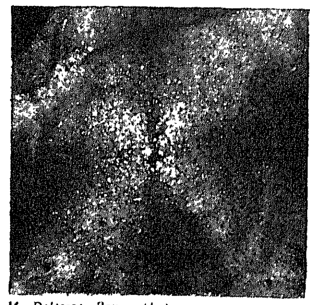
M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 78. Querschliff durch eine aus Aragonitprismen aufgebaute Perle der Flußperlmuschel (Margaritana), mittlerer Teil. Vergr. 11 : 1.

Eine Perle aus der blauen (= Prismen-) Schicht der Miesmuschel *(Mytilus),* deren Prismen fein fadenförmig sind (vgl. S. 149), zeigte dagegen ein sehr regelmäßiges Sphäritenkreuz, das beim Drehen des Präparates kaum eine Änderung erkennen ließ (vgl. Abb. 15 S. 48). Der Charakter dieses Sphäritenkreuzes ist, wie nicht anders zu erwarten, negativ.

Perlen aus Aragonitprismen, deren jedes bereits ein zusammengesetztes Gebilde ist (ein keilförmiger Ausschnitt aus einem Sphärokristall, s. S. 154), das schon für sich allein niemals völlige Auslöschung gibt, können natürlich das Sphäritenkreuz, welches ihnen gemäß der radiären Anordnung dieser Bauteile zukommt, nicht in so auffallender Weise zeigen; immerhin tritt auch bei ihnen an genügend dünnen Schliffen (Abb. 78, *Anodonta)* die Erscheinung deutlich hervor.

M. Delfosse, Bonn, phot.
Abb. 79. Querschliff durch eine Perlmutterperle der Flußperlmuschel (Margaritana), mittlerer Teil. Vergr. 20 : 1.



M. Delfosse, Bonn, phot.
Abb. 80. Querschliff durch eine sog. „Slug" (Perlmutterperle einer amerik. Süßwassermuschel), mittler [illegible]

Auch Perlmutterperlen (Abb. 79), selbst solche, die in gewöhnlichem Licht kaum etwas von Struktur erkennen lassen (Abb. 80), ergeben zwischen gekreuzten Nicols prächtige Sphäritenkreuze, die eine radiale Anordnung der Bauteile, nämlich der einzelnen Perlmutterblättchen, dartuen, die sonst nur mit stärksten Vergrößerungen und an ausgezeichneten Schliffen nachweisbar ist. Wie in der Perlmutterlage der Schale, erfolgt auch in den entsprechenden Perlen die Auslöschung parallel der Lamellierung, d. h. tangential. Dort, wo die Tangenten den Schwingungsebenen der Nicols parallel gehen, muß also Dunkelheit herrschen, und so kommen die Sphäritenkreuze zustande.

M Delfosse, Bonn, phot.
Abb. 81. Mittlerer Teil eines Querschliffes durch eine amerikanische Süßwasserperle (Slug), deren Zentrum eine Anhäufung sphärolithenartiger Bildungen enthält. Vergr. 36 : 1.

Gelegentlich stößt man auf Perlen, die Kristallisationsprodukte enthalten, welche von den normalen Schalensubstanzen abweichen. So findet sich in der durch Abb. 81 wiedergegebenen Perlmutterperle ein Kern, der aus einer Anhäufung kleiner sphäritenartiger Gebilde besteht.

2. ÜBER DIE KRISTALLINISCHEN BAUSTEINE VON MUSCHELN MIT EINFACH GEBAUTEN CALCITSCHALEN

Während am Aufbau der bisher besprochenen Muschelschalen Aragonit in hervorragendem Maße beteiligt war, bestehen die Schalen der Austern *(Ostreiden)* und Kammuscheln *(Pectiniden)* wohl ganz aus Calcit. Sie lassen im wesentlichen nur eine gleichartige Schicht in ihrer ganzen Dicke[1]) erkennen, die bei manchen Formen (z. B. *Placuna)* perlmutterartig aussehen kann, aber ganz anderer Beschaffenheit ist.[2]) Ohne auf den gröberen Bau dieser Schalen Rücksicht zu nehmen, sollen hier einige Angaben über ihre kristallinischen Bausteine gemacht werden.

Ein sehr geeignetes Objekt, um zu ihnen vorzudringen, sind die im indischen Ozean lebenden, den Austern zugerechneten Scheibenmuscheln *(Placuna placenta)*, deren flache, dünnwandige und durchscheinende Schalen (von den Chinesen) als Fensterscheiben, ferner zur Herstellung von Perlmutterfarbe und von gebranntem Kalk für den Betelgenuß benutzt werden. Diese Schalen lassen sich unter Anwendung geringer Gewalt in dünne, der Schalenfläche parallel gehende, an Glimmer erinnernde Lamellen aufblättern, die mit einer feinen regelmäßigen Streifung versehen sind, welche ihren Aufbau aus kleineren Elementen verrät. Prüft man eine solche Lamelle in polarisiertem Licht, so zeigt sie deutliche Maxima der Helligkeit aber nicht völlige Auslöschung, und zwar erweist sie sich als negativ in bezug auf die genannte Streifung. Konoskopisch untersucht ergeben solche Lamellen stets ein negativ einachsiges exzentrisches Interferenzbild (vgl. Abb. 9, S. 36). Die Neigung der optischen Achse gegen die Mikroskopachse erfolgt in dem Hauptschnitt, der durch die genannte Streifung bestimmt wird und ist so groß, daß der Mittelpunkt des Achsenkreuzes von einem Objektiv mit der numerischen Apertur 0,80 eben noch aufgenommen wird.

Die mitgeteilten Beobachtungen lehren, daß auch hier eine gesetzmäßige Verwachsung der Elementarteile vorherrscht.

Bei der ausnehmenden Feinheit der kristallinischen Bausteine und

1) Bei einzelnen hierher gehörigen Formen finden sich (vor allem an jugendlichen Schalen) Prismen, über deren optische Beschaffenheit noch nichts bekannt ist.
2) Zu Unrecht sagt Carpenter (On the structure of shells, Rep. Brit. Assoc. f. Advanc. Sc. 1844, S. 19), daß der Hauptteil der *Placuna*schale aus echter Perlmutter bestehe.

dem leicht eintretenden Aufblättern der Schale bieten Querschliffe nur geringe Vorteile. Dagegen gelingt es sehr leicht, die Schale durch ein- bis zweitägiges Behandeln mit starker Kalilauge zu erweichen, d. h. die organische Substanz, welche die Bausteine verbindet, zur Lösung zu bringen; alsdann zerfällt die Schale unter leichter mechanischer Nachhilfe in größere oder kleinere Fragmente (Abb. 82). Als letzte Bestandteile treten hierbei sehr dünne (unter 1 μ dicke), schmale (bis etwa 5 μ breite) Blättchen zutage, die sich nach beiden Seiten hin schlank zuschärfen; ihre Länge beträgt bis gegen 100 μ. In Flächenansicht löschen diese Blättchen nach der Länge aus, die der oben genannten Streifung entspricht, und sind negativ in bezug auf diese Richtung. In Kantenansicht dagegen zeigen sie gemäß der Neigung der optischen Achse gegen die Lamellierungsebene (s. o. Achsenbild!) schiefe Auslöschung. Vielfach und so auch in unserer Abb. 82 bleiben die Blättchen zu Aggregaten vereint, die spahnartig gekrümmt sind.



E. Leitz, Wetzlar, phot.
Abb. 82. Kristallinische Bausteine der Schale einer Scheibenmuschel (Placuna placenta). Vergr. 120 : 1.

Hat man diese Blättchen isoliert gesehen, so gelingt es auch, die Zusammensetzung dünner Lamellen aus zahllosen der Schalenfläche parallel geschichteten Blättchen festzustellen. Die Längsrichtung der Bausteine liegt im wesentlichen senkrecht zu den Anwachsstreifen der Schale; eine Überkreuzung von Blättchen kommt nur in untergeordnetem Maße vor.

Wenn auch die genauere kristallographische Bestimmung der geschilderten Elementarteile der *Placuna*-schale bisher nicht möglich war, so ist doch der Nachweis, daß auch diesen Schalen ein wohl charakterisiertes kristallinisches Bauelement zugrunde liegt, schon wertvoll, und er gewinnt noch an Bedeutung dadurch, daß diese oder ähnliche Gebilde anscheinend allgemein für die Gruppe der Austern kennzeichnend sind.

Wenigstens fand ich bei der gewöhnlichen Auster *(Ostrea edulis)* — die allerdings der Kalilauge schon etwas mehr Widerstand entgegensetzt — ähnliche Verhältnisse wieder. Abgeblätterte Schalenstückchen [1]) zeigen eine zarte Parallelstreifung und im Kono-

1) Es werden hier nur die festen Schalenlamellen berücksichtigt; auseinanderweichend umschließen sie stellenweise große, im Leben von Flüssigkeit und kristallinischen (später kreidig aussehenden) Niederschlägen (Calcitrhomboedern) erfüllte Räume.

skop ein e x z e n t r i s c h e s e i n a c h s i g e s stellenweise auch in ein zweiachsiges übergehendes negatives I n t e r f e r e n z b i l d mit ähnlicher Neigung der optischen Achse gegen die Sehachse des Mikroskops wie bei *Placuna.* Maceration in Lauge brachte wiederum aber noch s c h m ä l e r e, d ü n n e, b e i d e r s e i t i g z u g e s p i t z t e B l ä t t c h e n als letzte Bausteine zutage. [1]) Auch der Sattelmuschel *(Anomia ephippium),* die bald den Austern, bald den Kammuscheln zugesellt wird, kommen das charakteristische Achsenbild und Blättchen mit den für *Placuna* angegebenen morphologischen und optischen Merkmalen zu.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 83. Kristallinische Bausteine der Schale einer Kammmuschel (Pecten). Vergr. 70 : 1.

Wesentlich übereinstimmend verhalten sich die Schalen der K a m m u s c h e l n *(Pectiniden),* die viel längere Zeit der Kalilauge ausgesetzt werden müssen, bis ihr Zerfall eintritt, der sich auch dann immer nur auf die der Kalilauge unmittelbar ausgesetzten Flächen beschränkt und nur sehr wenig in die Tiefe dringt; das hängt anscheinend mit dem sehr geringen Gehalt der Schale an organischer Substanz zusammen. Plättchen aus der Schale von *Pecten* oder *Amussium* ergaben mir konoskopisch ein ein- oder undeutlich zweiachsiges e x z e n t r i s c h e s I n t e r f e r e n z b i l d. Die Blättchen scheinen noch schlanker zu sein; denn in dem macerierten Material konnte ich fast nur sehr dünne, nadelige Kriställchen nachweisen (Abb. 83). Auch besteht insofern ein Unterschied im Aufbau der Schalen, als bei den genannten Pectiniden die Nadeln sich in benachbarten Lagen vielfach, oft rechtwinklig, überkreuzen. Damit nähern wir uns Verhältnissen, wie sie für verwickelter gebaute Muschel- und die Schneckenschalen durchweg charakteristisch sind.

3. ÜBER MUSCHELSCHALEN MIT VERWICKELTERER ANORDNUNG DER BAUSTEINE, ÜBER SCHNECKEN- UND TINTENFISCHSCHALEN

Die Schalen g e w i s s e r Muscheln und anscheinend in weitester Verbreitung die G e h ä u s e d e r S c h n e c k e n besitzen eine ty-

1) Nach der Prüfung von Schalenlamellen muß das optische Verhalten der Blättchen bei *Ostrea* ebenso sein wie bei *Placuna;* doch gelang es mir an isolierten Blättchen nicht, wie dort Kanten- und Flächenansicht polarisationsmikroskopisch zu unterscheiden; a l l e schienen schief auszulöschen.

pische und gegenüber den bisher besprochenen Fällen viel verwickeltere Anordnung der kristallinischen Bausteine.[1]) Diese (Genaueres über ihre Form s. u.) lagern sich nämlich zunächst gruppenweise parallel und bilden mikroskopisch kleine Plättchen; eine große Menge dieser Plättchen sind nun, wie die Blätter eines Buches, nebeneinander gestellt und liefern eine Schalenschicht; die Flächen der Plättchen stehen senkrecht zur Ebene der Schalenschicht, und also treten ihre Kanten in der Schichtebene zutage. Dabei ist noch charakteristisch, daß die Verlaufsrichtung der kristallinischen Bausteine in den Plättchen eine gewisse Neigung gegen die Ebene der Schalenschicht einhält und weiter in benachbarten Plättchen sich unter bestimmtem Winkel kreuzt.

Die ganze Dicke der Schalenwand umfaßt nun mehrere Schichten dieser Art, die zu einander so geordnet sind, daß der Verlauf der Plättchengrenzen benachbarter Schichten sich rechtwinklig überkreuzt. Gemäß dem Gesagten fällt die Ebene der Plättchen also nie mit der Schalenfläche zusammen, vielmehr bieten Flächenansichten der Schale oder einzelner Schichten stets die Kanten der Plättchen dar.

Die Verhältnisse erfahren noch eine gewisse Verwickelung dadurch, daß die einzelnen Plättchen sich gabeln, auskeilen oder gar reichlicher verästeln können und so in komplizierter Weise ineinandergefügt sind.

Es ist klar, daß bei einem derartigen Wechsel der strukturellen Richtungen von Schicht zu Schicht und von Plättchen zu Plättchen ein Querschliff durch die Schale sehr verschiedenes Aussehen in den einzelnen Schichten darbietet, wobei das Verhalten auch noch davon abhängig ist, in welcher Richtung in der Ebene der Schale der Schliff gelegt ist, ob er nämlich parallel der Plättchenebene geht, oder sie unter irgend einem Winkel durchschneidet. So könnte man auf den ersten Blick die Vorstellung gewinnen, daß ein solcher Schliff aus ganz verschiedenartigen Lagen besteht, während es sich in den meisten Fällen nur um verschiedene Schnittansichten gleichgebauter Lagen handelt. Über die Ursachen, welche die verwickelte Orientierung der einzelnen Elementarteile herbeiführen, ist nichts sicheres bekannt. Nach Versuchen von Biedermann mit Kalklösungen scheint es

1) Muschel- und Schneckenschalen: vgl. außer Biedermanns zusammenfassender Darstellung im Handbuch der vergl. Physiol. Bd. 3, woselbst auch die bis dahin erschienene Literatur ausführlich angegeben ist, von neueren Arbeiten W. Flößner, Die Schalenstruktur von Helix pomatia, Zool. Anz. Bd. 65 (1915), S. 537 und H. Thiem, Beiträge zur Anatomie und Phylogenie der Docoglossen II. Die Anatomie und Phylogenie der Monobranchen, Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 54 (1917), S. 405; Tintenfischschalen: A. Appellöf, Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus, Studien über den Bau und das Wachstum, Kon. Vet. Akad. Handlingar, Stockholm, Bd. 25 (1893).

nicht ausgeschlossen, daſz auch hierbei Kristallisationskräfte wesentlich beteiligt sind.

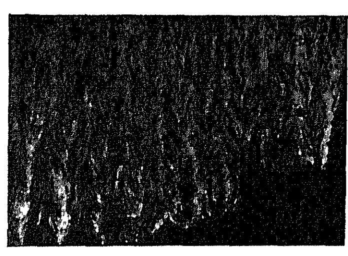
Daſz es auch M u s c h e l n gibt, die einen derartigen Aufbau ganz oder zum Teil besitzen, möge mit Abb. 84, einem Querschliff durch die Schale der A r c h e n m u s c h e l *(Arca)*, belegt werden; in seinem mittleren Teil sieht man helle und dunkle Streifen miteinander abwechseln, entsprechend der wechselnden Verlaufsrichtung der Bausteine benachbarter Plättchen. Abb. 85 gibt einen (schrägen) Flachschliff einer Schalenlage der A r c h e n k a m m u s c h e l *(Pectunculus)* wieder, in dem ein feinerer Aufbau der einzelnen Plättchen und der gegensätzliche Verlauf der Faserung benachbarter wohl kenntlich ist.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 84. Querschliff durch die Schale einer Archenmuschel (Arca). Die mittlere Lage zeigt das typische Verhalten der Porzellanschicht, wie sie bei Schnecken vorkommt. Vergr. 55 : 1.

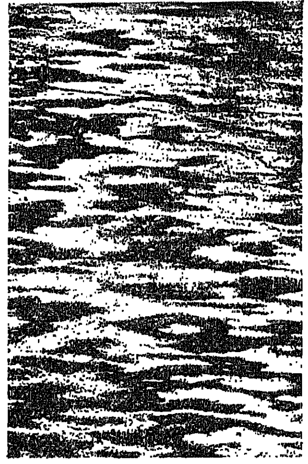
Die Herstellung von Schliffen durch S c h n e c k e n s c h a l e n ist bei den landlebigen und Süſzwasserformen infolge der geringen Stärke der Schalenwand, wenigstens für Querschnitte, sehr mühsam und verlangt bei den dickschaligen marinen Arten wegen der Härte des Materials groſze Geduld, zum mindesten, wenn die Schliffe so dünn werden sollen, daſz sie brauchbare Bilder der feineren Einzelheiten in polarisiertem Licht geben. Daher empfiehlt es sich mehr, um das Grundsätzliche des Schalenaufbaues solcher Formen kennen zu lernen, entweder den äuſzersten wachsenden Rand sehr junger Helixarten in Flächenansicht zu untersuchen, oder aber



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 85. Flachschliff durch die Schale einer Archenkammuschel (Pectunculus). Die gegenläufige Faserung benachbarter Plättchen kenntlich. Vergr. 200 : 1.

von erwachsenen Tieren dadurch geeignete dünne Lamellen zu erhalten, daſz man — wie es in neuerer Zeit wieder F l ö ſz n e r mit Recht rät — die Schale (von auſzen her) durch Anätzen verdünnt, bis sie vollkommen durchsichtig geworden ist, was am einfachsten durch länger (15—30 Minuten) anhaltendes Reiben mit einem Tuch geschieht, das mit verdünnter Salz- oder Salpetersäure befeuchtet ist.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 86. Innerste Schalenlage der Weinbergschnecke (Helix). S[illegible] d. Nicols [illegible] 0:1.

Präparate der letzten Art in der Dicke einer und zwar der innersten Schalenschicht von der Weinbergschnecke *(Helix)* gewonnen (Abb. 86) zeigen, schon in gewöhnlichem Licht angedeutet, bandartig gestreckte, leicht geschweifte und sich verästelnde Gebilde, die parallel zueinander geordnet und mit ihren Verzweigungen ineinander verfugt sind. Jedes Band entspricht der Kantenansicht eines Plättchens. Viel prächtiger tritt dieses Bild in polarisiertem Licht hervor, und zwar beobachtet man nach B i e d e r m a n n, daſz ein Teil der Bänder unter allen Azimuten gleiche Helligkeit behält, bezw. dunkel bleibt, der andere aber unter $\pm 45^0$ ein Maximum der Helligkeit erreicht. Die aufleuchtenden Bänder sind im allgemeinen n e g a t i v in bezug auf ihre Längsrichtung. Doch sah ich (insbes. bei *Limnaea)* die Bänder abwechselnd in entgegengesetzten Interferenzfarben. B i e d e r m a n n war geneigt, aus diesen optischen Erscheinungen auf f a s e r i g e Bauteile (K a l k - f i b r i l l e n) zu schlieſzen, die in den stets dunkel bleibenden Bändern quer zu ihrer Längsachse und zugleich zur optischen Achse durchschnitten seien, in den anderen dagegen, die bei starker Vergröſzerung fein längsgestreift erschienen, parallel den Fibrillen getroffen seien.

Da B i e d e r m a n n annimmt, jede Kalkfaser verhalte sich optisch wie ein K a l k s p a t prisma, so scheint er mit einer C a l c i t natur der Helixschale gerechnet zu haben. Das ist aber nicht zutreffend; schon B ü t s c h l i [1]) spricht (allerdings mit gewissen Zweifeln) die Schale von *Helix* nach der M e i g e n schen Cobaltnitratreaktion als A r a - g o n i t an, und eine Probe mit M o h r schem Salz, die ich anstellte, fiel ganz unzweideutig für A r a g o n i t aus. Der Aragonitcharakter äuſzert sich aber auch entschieden in den negativ z w e i a c h s i g e n

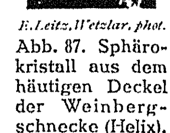
1) Untersuchungen über organische Kalkgebilde a. a. O., Tabelle IV, 3. Forts.

Bildern, die man bei konoskopischer Betrachtung der oben genannten Schalenlamellen von *Helix* wahrnimmt. Das Interferenzbild, das ein unter ± 45° hell werdendes Band liefert, erweist, daß hier die erste Mittellinie annähernd der Sehachse des Mikroskops und die Achsenebene der Länge des Bandes parallel geht; das Interferenzbild der unter allen Azimuten dunklen Stellen dagegen erinnert mehr an das eines zweiachsigen Kristalls, der senkrecht zu einer seiner optischen Achsen durchschnitten ist. Was nun die Gestalt der kristallinischen Bausteine angeht, so neige ich nach Untersuchungen mit stärksten Vergrößerungen der Auffassung zu, daß es sich bei *Helix* um sehr dünne Lamellen (nicht Fibrillen) handelt, deren Breite der Dicke eines Täfelchens entspricht und die an den Enden vielleicht zugespitzt sind, wodurch auch der Zusammenhalt benachbarter Schalenlagen begünstigt würde.

Auf lamelläre Elementarteile hat auch Thiem (a. a. O.) nach seinen Befunden an der Innenlage (Hypostracum; die Bausteine der beiden äußeren Schichten — Ostracum — konnte der Autor nicht entwirren) bei Monobranchen *(Acmaea, Scurria)* geschlossen. Ohne auf eine ausführliche Besprechung der verschiedenen Schliffbilder einzugehen, sei doch erwähnt, daß Thiem auf Flachschliffen die benachbarten Bänder nicht abwechselnd längsgestreift und punktiert findet, sondern daß er die hellen und dunklen Lamellen etwa unter 45° zu ihrer Längsrichtung — aber in benachbarten Bändern gegenläufig — gestreift findet. Thiems Bilder erinnern durchaus an unsere Abb. 85, die ja auch eine solche Struktur hervortreten läßt. Nach den Versuchen des genannten Autors an Schalenschliffen von *Scurria*arten mit der Meigenschen Reaktion ist hier der Kalk teils Aragonit, teils Calcit.

In hervorragend schöner Ausbildung kommt der eingangs geschilderte Schalenaufbau bei zahlreichen Meeresschnecken z. B. *Murex, Mitra, Oliva, Conus, Cypraea* nach den Untersuchungen von Nathusius v. Königsborn und Biedermann vor. Der letzte Forscher berichtet, daß in einem ausgezeichneten Schliff durch die *Mitra*schale gestreifte und punktierte Bänder sich polarisationsmikroskopisch nicht in der Weise verhalten, wie vorhin für *Helix* angegeben wurde: unter ± 45° erschienen nämlich beiderlei Bänder annähernd gleich hell. Diesen Befund kann ich für *Cypraea* und *Mitra* bestätigen. Die kristallinischen Bausteine der *Cypraea*schale, anscheinend Fasern, löschen in der Flächenansicht der Plättchen schief (ungefähr unter 29° zur Faserachse) aus. Es sei noch erwähnt, daß die genannten Schalen (wenigstens *Murex, Oliva, Cypraea*) nach Bütschli aus Aragonit bestehen.

Nach gewissen Feststellungen von Biedermann bei der Bildung und Regeneration der Helixschale scheinen die Plättchen Modifikationen von Sphärokristallen zu sein. Nachdem nämlich unter dem Schutze eines vorher gebildeten Periostracums einfach brechende, rosettenartige Scheibchen aus phosphorsaurem Kalk erschienen sind, treten anfangs rundliche Gebilde aus kohlensaurem Kalk auf und erst nach und nach und mit diesen durch alle Übergänge verbunden, die charakteristischen, gestreckten und verzweigten Plättchen. Mit dieser Umgestaltung erfährt das in jenen sichtbare Sphäritenkreuz eigenartige Verzerrungen.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 87. Sphärokristall aus dem häutigen Deckel der Weinbergschnecke (Helix). Vergr. 420:1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 88. Stück von der Schalenmündung einer jungen Teichschnecke (Limnaea). Vergr. 60:1.

Schöne Sphäritenbildungen aus Calcit sind in den häutigen (Abb. 87) und in den kalkigen (Winter-) Schalendeckeln der Weinbergschnecke enthalten. Der Winterdeckel besteht aus mehreren Lagen solcher Gebilde, denen gegenüber die organische Substanz stärker zurücktritt (Flößner). —

Zur Untersuchung der Schalenbildung empfiehlt sich auch sehr der im Wachstum begriffene dünne Rand an der Schalenmündung kleiner Teichschnecken *(Limnaea)*. Hier sieht man die sehr kleinen Plättchen, welche die Außenlage der Schale aufbauen, in einem gewissen Zusammenhang mit den Zuwachsstreifen der Schale erscheinen, derart, daß in aufeinanderfolgenden Wachstumsstreifen die Plättchen verschiedene optische Orientierung einhalten. In polarisiertem Licht (Abb. 88) stellt man nämlich fest, daß die aufeinanderfolgenden Reihen der Plättchen abwechselnd hell (und zwar negativ in bezug auf die Normale des Schalenrandes) und (unter allen Azimuten) dunkel, stellenweise aber auch in entgegenge-

setzten Interferenzfarben erscheinen. Vielleicht geben diese Verhältnisse einen Ausgangspunkt für das Verständnis des verwickelten Schalenaufbaues. —

Die Schalen der Schwimmschnecken, der Heteropoden und Pteropoden, bieten bei ihrer geringen Stärke und oft hohen Durchsichtigkeit recht geeignete Objekte zur Untersuchung in polarisiertem Lichte dar, indem kleine im ganzen, größere in Stücken ohne weiteres orthoskopisch und konoskopisch betrachtet werden können.

Stücke der wie eine Zipfelmütze gestalteten Schale der Mittelmeerkielschnecke *(Carinaria mediterranea)* geben, von der Fläche gesehen, in konvergentem Licht ausgezeichnet scharfe, negativ einachsige Interferenzbilder; die optische Achse steht also im allgemeinen senkrecht zur Schalenfläche. Verschiebt man das Präparat, so bewegt sich der Achsenaustritt im Sehfeld des Konoskops senkrecht zu den Rillen der Schale hin und her, entsprechend der Änderung der Achsenlage, die durch die wellblechartige Fältelung der Schale herbeigeführt wird. Infolgedessen bleiben auch die Schalenstücke bei orthoskopischer Prüfung nicht unter allen Azimuten dunkel, wie es für eine Lamelle senkrecht zur optischen Achse zu erwarten wäre. Stehen die Rillen orthogonal, so löscht ein Stück der *Carinaria*-schale im wesentlichen aus, in Diagonallage aber leuchten die abschüssigen Stellen des Wellensystems, in deren Bereich die optische Achse merklich gegen die Mikroskopachse geneigt ist, hell auf, sodaß in der Lamelle dunkle und lichte, den Rillen parallele Streifen miteinander abwechseln. Der Charakter der Doppelbrechung ist positiv in bezug auf die Rillen; da aber die Neigung der optischen Achse gemäß den genannten konoskopischen Beobachtungen in der Richtung senkrecht zu den Rillen erfolgt, so muß der wahre optische Charakter darauf bezogen und als negativ in bezug auf die Normale der Rillen bezeichnet werden. — Wurde ein Stück der *Carinaria*schale zerpulvert und mit Lösung von Mohrschem Salz behandelt, so entstand ein überwiegend gelber Niederschlag mit einzelnen grünlichen Flöckchen, sodaß man die Schale, woran das einachsige Interferenzbild nicht zu zweifeln erlaubt, wesentlich als aus Calcit bestehend ansprechen darf.

Die Schalen der Flossenfüßer bieten etwas verwickeltere Verhältnisse dar. Stücke der zarten glashellen dreieckig-fächerartigen Schale von *Cleodora pyramidalis* geben in Flächenansicht konoskopisch Bilder, die man unbedenklich als negativ einachsig bezeichnen würde; nur hier und da ist ein ganz leichtes Öffnen des Kreuzes wahrzunehmen. Doch fiel die Meigensche Probe mit Mohrschem Salz mehr für Aragonit aus (grünlicher Niederschlag).

Ein überaus prächtiges Bild gewährt die g a n z e (bezw. in der Dorsoventralebene halbierte) Schale von *Cleodora.* Während nämlich kleine Schalenstücke unter allen Azimuten ziemlich gleichbleibende geringe Helligkeit darbieten, ist die Neigung der optischen Achse gegen die Mikroskopachse für die einzelnen Bezirke verschieden, wenn man die Schale als ganzes dem Objektträger auflegt. Dann leuchtet sie entsprechend der verschiedenen Neigung der einzelnen Stellen gegen die Horizontale und der Gliederung durch die Längsrippen in mannigfachen Farben auf.

Schalenstücke von *Hyalaea tridentata* gaben nur undeutliche, verzerrte Interferenzbilder im Konoskop. Die Probe mit M o h r schem Salz fiel für Aragonit aus.

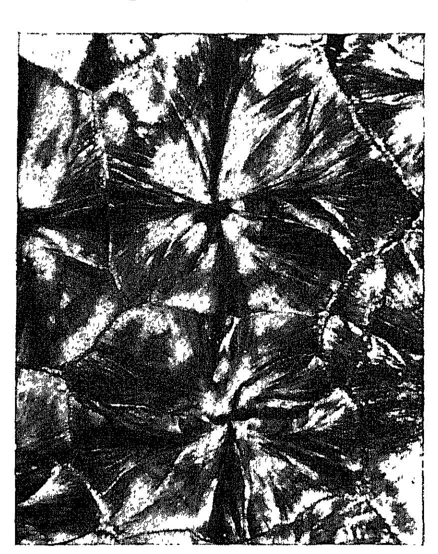
Die röhrenförmige Schale von *Creseis acicula* wird zwischen gekreuzten Nicols in Orthogonalstellung längs der Mitte dunkel, während die Seitenteile eine gewisse Helligkeit behalten. In Diagonalstellung verschmälert sich der dunkle Mittelstreifen und nach den Seiten zu treten lebhaft gefärbte Interferenzstreifen hervor. Der optische Charakter ist positiv auf die Röhrenlänge bezogen. Bei Einstellung auf den mittleren Teil der Röhre nimmt man konoskopisch undeutliche, stark verzerrte Achsenbilder wahr. Es mufz als wahrscheinlich gelten, dafz die kristallinischen Elementarteile des *Creseis*-schälchens mit der optischen Achse bezw. der I. Mittellinie überall radiär zur Röhrenachse gestellt sind. Eine solche optische Orientierung der Bausteine zu der Fläche, die sie abgesondert hat, ist uns ja auch bei anderen Mollusken überaus häufig begegnet. —

Zum Schlusse dieses Abschnittes noch ein paar Worte über die Schalen der T i n t e n f i s c h e (Cephalopoden).

Die gekammerte (äufzere) Schale von *Nautilus,* die gemäfz B ü t s c h l i aus Aragonit besteht, läfzt (in der Wand) zwei Hauptschichten unterscheiden. Die i n n e r e entspricht in den wesentlichen Zügen der P e r l m u t t e r m a s s e der Muscheln (vgl. S. 155 f); auf dem Q u e r s c h l i f f tritt dadurch, dafz in den aufeinander folgenden Elementarlamellen die Perlmutterblättchen genau vertikal übereinander geschichtet sind, eine s ä u l e n a r t i g e G l i e d e r u n g gegenüber der Lamellierung in den Vordergrund, wie bereits N a t h u s i u s v. K ö n i g s b o r n bemerkt hat. Die Auslöschung erfolgt auf dem Querschliff parallel der Lamellierung (bezw. den Säulen); der Charakter der Doppelbrechung ist negativ in bezug auf die Normale der Schicht. F l a c h s c h l i f f e durch die Perlmutterlage von *Nautilus* zeigen wie Perlmutter von Muscheln ein n e g a t i v z w e i a c h s i g e s B i l d i m K o n o s k o p.

Sehr eigenartig ist dagegen die äußere Lage der *Nautilus*schale beschaffen. Sie besteht aus zahlreichen kleinen Kalkkristallen (Blake), die durch organische Substanz miteinander verkittet sind. Ihre Bezeichnung als Kalkkügelchen (Appellöf) finde ich nicht treffend; denn sowohl an Flach- wie an Querschliffen sieht man in polarisiertem Licht deutlich, daß es sich um kantige Gebilde handelt, die sogar nahe der Perlmuttergrenze gestrecktere Formen annehmen, und gemäß dem Querschliff mit ihrer Längsrichtung vertikal zur Schalenfläche gestellt sind; im übrigen Teil dieser Schicht scheint keine bestimmte Anordnung der kalkigen Bauteile zu bestehen. —

Indem ich in betreff zahlreicher Einzelheiten des Aufbaues der (inneren) Schale von *Sepia*, des bekannten Schulps („Os sepiae", nach Bütschli Aragonit), auf die Darstellung von Appellöf verweise, hebe ich hier nur die Gunst dieses Materials für polarisationsmikroskopische Untersuchungen hervor. Man unterscheidet am Schulp das im zentralen Teil aus fester Kalkmasse bestehende, nach dem Rande zu unverkalkte Rückenschild und den in seine flache Höhlung eingelagerten „Wulst" aus viel weicherer Kalkmasse. Die Dorsalseite des Rückenschildes ist mit kleinen Kalktuberkeln bedeckt, die, wie Moynier de Villepoix[1]) richtig beschreibt, als (nur teilweise ausgebildete) Sphärolithen zu betrachten sind. Sie zeigen radiäre und konzentrische Schichtung und ergeben auf hinreichend dünnen Flachschliffen prachtvolle negative Sphäritenkreuze in polarisiertem Licht (Abb. 89).



E. Leitz, Wetzlar, phot.

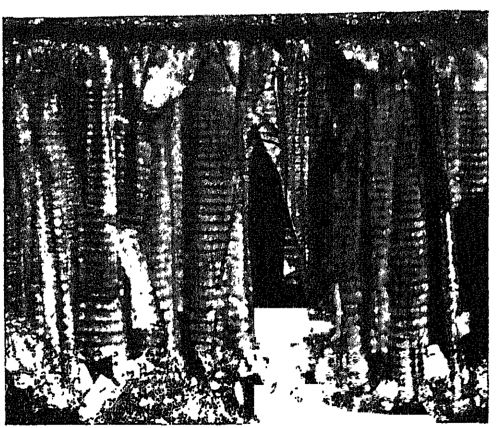
Abb. 89. Flachschliff durch die Höcker von der Dorsalseite des Tintenfischschulps (Sepia). Vergr. 230 : 1.

Der Wulst besteht aus sehr zahlreichen feinen Lamellen „Septen", die parallel übereinander geschichtet sind, aber mit der Rückenplatte einen Winkel bildet. Die Septen werden durch lamellös ausgestaltete Pfeiler gegen einander abgestützt; durch ihren zu den Septen senkrechten Verlauf verleihen sie dem Wulst trotz seiner dünnwandigen

1) Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des mollusques, Journ. de l'anat. et de la physiol. vol. 28 (1892), p. 461.

Bauelemente eine ziemliche Festigkeit. Es gelingt ohne besondere Schwierigkeit, kleine Stücke der Septen zu isolieren und beiderseits von den anhaftenden Pfeilern soweit zu säubern, daſz nur noch deren Ansatzstellen als maeandrische Figuren sichtbar sind. In polarisiertem Licht zeigen dann die Septen eine scheckige Zusammensetzung aus kleinen Kristallen.

Etwas mehr Mühe bereitet es schon, mit einem scharfen Messer einen dünnen Schnitt senkrecht zur Lamellierung des Wulstes herzustellen, der in polarisiertem Licht überaus schöne Bilder gibt.[1]) Auf solchen Schnitten bleiben die Septen, deren Flächenbild vorhin geschildert wurde, infolge zu groſzer Dicke unter allen Azimuten hell, die senkrecht zu ihnen verlaufenden Pfeiler aber löschen in Orthogonalstellung fast aus, erstrahlen dagegen in Diagonalstellung bei ihrer geringen Stärke in lebhaften Interferenzfarben (Abb. 90). Der optische Charakter der Pfeiler ist negativ in bezug auf ihre Längsrichtung (= die Normale der Lamellierung des Wulstes).



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 90. Pfeiler aus einem Querschnitt durch den Wulst im Schulp eines Tintenfisches (Sepia). Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal. Vergr. 100 : 1.

Die Pfeiler zeigen eine feine, schon in gewöhnlichem Licht sichtbare Querstreifung aus schmalen, helleren und dunkleren Abschnitten, deren Niveau in benachbarten korrespondiert, also wohl als eine Wachstumsschichtung zu betrachten ist. Ferner bieten sie eine zarte Längsstreifung dar, die auf ihrer Zusammensetzung aus feinsten, faserartigen Kriställchen beruht, sodaſz das Aussehen der Pfeiler im ganzen entfernt an quergestreifte Muskelfasern erinnert. Deutlicher noch erscheinen Längsfaserung und Querstreifung bei Untersuchung über dem Polarisator allein und zwar, wenn seine Schwingungsrichtung senkrecht zur Länge des Pfeilers geht, am schönsten aber zwischen gekreuzten Nicols in Diagonalstellung: hier wechseln die Querstreifen in verschiedenen Inter-

1) Doch läßt sich das wesentliche von dem nun zu Beschreibenden auch an Stücken der Pfeiler beobachten, wie man sie beim Zertrümmern des Wulstes stets erhält.

ferenzfarben miteinander ab, z. B. in Gelb I. O. und Rot I. O. (ohne Gipsplatte).

Appellöf hat die Erscheinung der Querstreifung darauf zurückgeführt, daſz die Pfeilerlamellen gemäſz ihrer Längskantenansicht nicht eben, sondern gewellt sind, sodaſz im Flächenbild Vertiefungen und Erhöhungen als Querstreifung aufeinander folgen. Die Beobachtungen in polarisiertem Licht sprechen durchaus in diesem Sinne, indem die kristallinischen Fäserchen, welche die Pfeiler aufbauen, je nach ihrer Neigung zur Horizontalebene, wie sie durch den wellenartigen Verlauf der Pfeilerlamelle bedingt ist, auch bei gleichbleibender Lamellendicke verschieden starke Doppelbrechung und also Interferenzfarben darbieten.

Die ungekammerte Schale vom Papiernautilus *(Argonauta argo)* — Calcit gemäſz Bütschli — besteht gröſztenteils aus einer Masse, die an die Calcitprismen der Muscheln erinnert. Die einzelnen, dünnen, säulenförmigen Elemente stehen vertikal zur Schalenfläche, zeigen durchgehende horizontale Wachstumsstreifung und löschen parallel zur Längsachse aus. Im Flachschliff der Schale geben sie ein negativ einachsiges Interferenzbild.

ABSCHNITT III

DIE KALKIGEN BRACHIOPODENSCHALEN [1)]

Die zweiklappigen Schalen der Brachiopoden, von denen die eine dorsal, die andere ventral den Körper umhüllt, sind bei der Gruppe der Testicardines stets kalkig und bestehen zum gröſzten Teil aus Prismen, die vielfach schräg zur Oberfläche gerichtet sind. Kelly (a. a. O.) gibt bei *Terebratula* den Durchmesser der Prismen zu 0,04—0,05 mm an und spricht den Kalk gemäſz spezifischem Gewicht (2,68), Spaltbarkeit (unter 45 ^{0} zur Längsachse der Prismen), Zwillingslamellierung und negativ einachsigem Bild bei konoskopischer Untersuchung von Tangentialschliffen als Kalkspat an, was mit den Angaben anderer Forscher (Sorby, Bütschli) für verwandte Formen übereinstimmt.

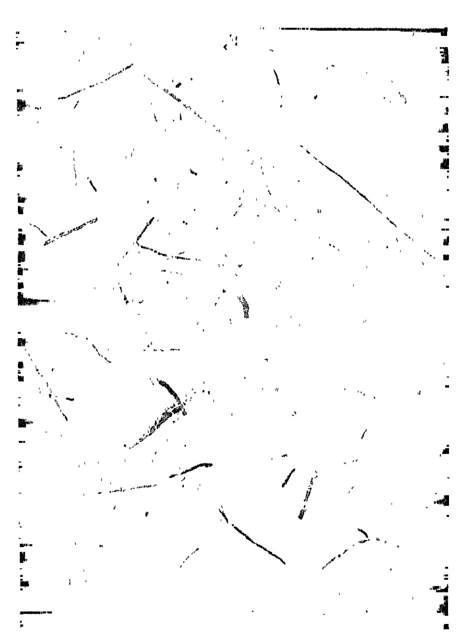
1) Vergl. zur allgemeinen Orientierung F. Blochmann, Brachiopoda, in Handwörterb. der Naturw. Bd. 2 (1912), S. 145; ferner vom gleichen Autor: Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden (I. u. II.) Jena 1892 und 1900; Carl Voigt und Emil Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie Bd. 1, Braunschweig 1888; I. F. von Bemmelen, Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardinia, Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 16 (1883) S. 8.

Die Schale von *Liothyrina (Terebratula) vitrea,* die ich als einziges hierher gehöriges Objekt untersuchen konnte, zeigte mir auf dem Querschliff (Bauchschale dickerer Teil) drei Lagen: einen äußeren, dünnen aber auch verkalkten Überzug, den ich nicht genauer geprüft habe, eine mittlere horizontal geschichtete Lage von etwas größerer Stärke als die erste und dann, als weitaus mächtigste, die innere, aus vertikalen Säulen erbaute Prismenschicht. Die beiden letzten Lagen werden von senkrechten Röhrchen durchsetzt, die vom Schaleninneren ausgehen, fast allen Brachiopodenschalen zukommen und gemäß den Untersuchungen von F. Blochmann Gruppen von lang ausgezogenen Epithelzellen (Fortsätze des äußeren Mantelepithels) enthalten.

Wenden wir uns zunächst den Prismen zu. An Querschliffen traten die in trockenen Schalen luftgefüllten Röhrchen so überwiegend in die Erscheinung, daß die Grenzen der Prismen erst nach Ätzung mit (Salz)säure deutlich wurden, indem Ätzstreifungen erschienen, die auf jedem Prisma (soweit es in der Schliffläche zu tage tritt) parallelen, in benachbarten aber oft verschiedenen Verlauf einhielten. Wie dieser Befund dafür spricht, daß jedes Prisma als ein Kristallindividuum zu betrachten ist, so auch der Umstand, daß einzelne Prismen (offenbar infolge der Beanspruchung beim Schleifen) von zahllosen Spaltflächen einheitlich durchsetzt sind. In gleichem Sinne zeugt auch die Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols. Ein jedes Prisma löscht vollkommen gleichmäßig und zwar annähernd parallel seiner Längsachse aus; das erste läßt sich vor allem gut beobachten, wenn, wie häufig, in benachbarten Prismen kleine Abweichungen der Auslöschrichtungen von der Prismenachse statthaben, und so ein Prisma bereits ganz dunkel erscheint, während ein benachbartes noch hell ist. Gemäß der Beobachtung über dem Polarisator allein geht der Hauptschnitt längs durchs Prisma. Kreuzt die Prismenachse die Schwingungsrichtung im Polarisator, herrscht also hohe Lichtbrechung, so treten die Röhrchen als in den Prismen befindlich deutlich hervor. Auch zwischen gekreuzten Nicols erkennt man gut, daß die Kanälchen innerhalb, nicht etwa zwischen den Prismen verlaufen, wohl aber aus einem Prisma in ein benachbartes eintreten können. Die Prismen von *Terebratula* entsprechen also im optischen Verhalten und in der allgemeinen Anordnung vollkommen den Calcitprismen der Muscheln; strukturell unterscheiden sie sich dadurch, daß sie eine so deutliche horizontale Wachstumsstreifung wie bei diesen nicht erkennen lassen.

Die bisherigen Ergebnisse finden ihre Bestätigung am Flachschliff durch die Prismenschicht; hier bieten sich die einzelnen Bau-

steine als unregelmäßig polygonal oder auch zackig umgrenzte Feldchen dar, auf denen beim Ätzen Figuren (Drei- und Sechsecke) auftreten, die auf jedem Prismenquerschnitt parallele Stellung einhalten. Im Orthoskop bietet ein dünner Schliff bei mäßiger allgemeiner Helligkeit ein scheckiges Aussehen dar, indem einzelne Feldchen unter allen Azimuten gleichbleibende Helligkeit behalten, andere dagegen bei Drehung um 360° viermal hell und dunkel werden. In Übereinstimmung mit den Befunden am Querschliff folgt daraus, daß nicht in allen Prismen optische und morphologische Achse streng parallel gehen. Konoskopisch ergeben Flachschliffe, was auch bereits Kelly sah, negativ einachsige Bilder, die sich beim Verschieben des Präparates sprunghaft ändern, was mit dem erwähnten Wechsel der Achsenlage zusammenhängt.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 91. Bausteine der Faserlage aus der Schale von Liothyrina vitrea (Brachiopod). Vergr. 55 : 1.

Die dünnen Kalkfasern, welche, vielfach horizontal übereinander geschichtet, die beschriebenen Prismen in schmächtiger Lage außen überkleiden, stellen die in der Schalenperipherie gebildeten, sehr schräg stehenden Prismen dar, wie denn der Schalenrand ausschließlich aus diesen Fasern besteht. In ihrer Gesamtheit erscheinen sie als eine faserige Masse, die auf dem Bruch asbestartigen Glanz zeigt und sich mechanisch und auch durch Behandlung mit Kalilauge leicht in ihre Elemente zerlegen läßt. Diese sind parallel zur Schalenfläche abgeplattete Fasern von etwa 15 μ Breite, die leistenartige Anhänge tragen, die wohl als eine Folge starker gegenseitiger Pressung und inniger Verkeilung der benachbarten zu betrachten sind (vgl. Abb. 91). Ferner sieht man an den isolierten Fasern einzelne kleine, scharfe, halbkreisförmige Ausschnitte, die von den zwischen den Fasern hindurchtretenden Röhrchen bedingt werden. Die Fasern sind annähernd gerade oder leicht wellig gekrümmt und verlaufen über größere Bezirke hin wesentlich parallel, in übereinander gelegenen Schichten aber oft in wechselnder Richtung.

Prüft man die Faserschicht in Flächenansicht konoskopisch, so nimmt man negativ einachsige Interferenzbilder wahr, woraus sich die Folgerung ergibt, daß, trotz der anderen Gestalt und insbesondere Lage der Fasern im Vergleich zu den Prismen, die optische Orientierung des Kalkes in diesen beiden Schalenschichten dieselbe bleibt; in beiden steht die optische Achse ungefähr senkrecht zur Schalenfläche. Die optische Achse verläuft also in den Fasern senkrecht zur ihrer Abflachungsebene. Davon kann man sich auch durch orthoskopische Untersuchung isolierter Fasern überzeugen (Abb. 91): solche die ihre Breitseite dem Beschauer darbieten, bleiben unter allen Azimuten dunkel oder zeigen nur geringen Wechsel der Helligkeit. Läßt man sie aber — etwa in Nelkenöl — um ihre Längsachse rotieren, so erweisen sie sich unter geeignetem Azimut als kräftig doppelbrechend, wenn sie dem Beobachter ihre Kante zeigen. Und zwar stellt man fest, daß die Auslöschung in Kantenansicht unter sehr verschiedenem Winkel zur Länge der Faser erfolgt, d. h. also, daß die optische Achse nicht stets genau senkrecht auf der Abflachungsebene der Faser steht, sondern manchmal erheblich und zwar in beliebiger Richtung gegen die Normale geneigt ist. So wird auch verständlich, daß über der Gipsplatte einige Fasern unter $+ 45^{0}$ steigende, andere sinkende Farbe zeigen, oder daß zwei noch in ihrem natürlichen Zusammenhang neben einander befindliche Fasern gegensätzlich gefärbt erscheinen.

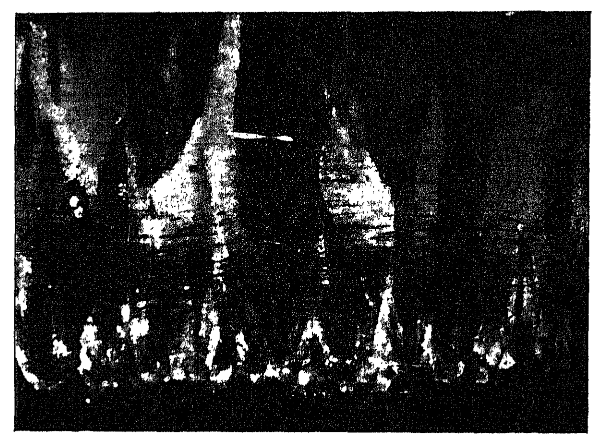
Die Schalen der schloßlosen Brachiopoden (Ecardines) sind sehr verschieden gebaut. So besteht nach Blochmann die von *Crania* größtenteils aus schief zur Oberfläche stehenden Lagen von kohlensaurem Kalk (mit Spuren von Calciumphosphat), die eine feine Wachstumsschichtung besitzen; bei *Discinia* zeigt die Schale ähnlich gestellte Chitinlamellen, die ziemlich große Mengen von Kalk und zwar vorwiegend Calciumphosphat enthalten; bei *Lingula* schließlich wechseln dickere Chitinlagen mit dünneren Kalkschichten (Calciumphosphat und viel weniger -karbonat) ab. Querschliffe senkrecht zur Längsrichtung der *Lingula*schale (von dünnen Schalen kann man auch ohne besondere Schwierigkeiten Rasiermesserschnitte herstellen) bieten zwischen gekreuzten Nicols ein sehr auffallendes Verhalten: in beiderlei Lagen erfolgt die Auslöschung ziemlich genau parallel den Schichtgrenzen, aber über der Gipsplatte erweisen sich die Chitinlamellen (wie allgemein) als positiv in bezug auf die Schichtgrenzen, die Kalklamellen dagegen als negativ. So zeigt ein solcher Querschnitt die Schichten abwechselnd in steigenden

und sinkenden Farben. Auch Flächenansichten der kalkigen Lagen löschen ziemlich gleichmäßig aus, was für orientierte Ablagerung des Kalkes spricht.

ABSCHNITT IV

DIE KALKIGEN EISCHALEN DER VÖGEL, REPTILIEN UND SCHNECKEN[1]

Die kalkige Schale der Vogeleier besteht wesentlich aus kohlensaurem Kalk (und zwar gemäß dem Ausfall der Meigenschen Reaktion Calcit) und organischer Masse. [2]) Seit langem unterscheidet man auf ihrem Querschliff eine innere „Mamillenschicht", die sich in Form zahlreicher zitzenartiger Fortsätze gegen die Schalenhaut hin erstreckt, und eine äußere, die mit verschiedenen Namen belegt wurde (Schwammschicht, eigentliche, dichtere Kalkschicht usw.). Da nach unserer Auffassung vom Bau der Kalkschale beide Schichten aufs innigste zusammenhängen, nämlich etwas verschiedenartig entwickelte Sektoren einer ein-



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 92. Querschliff durch die innere Hälfte der Eischale vom Strauß (Struthio). Vergr. 45 : 1.

1) Die Strukturen der kalkigen Vogeleischale wurden hauptsächlich durch die Untersuchungen von W. v. Nathusius-Königsborn bekannt: Über die Hüllen, welche den Dotter des Vogeleies umgeben, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18 (1868), S. 225, Nachträge zu der Arbeit über die Hüllen usw. ebendort Bd. 19 (1869), S. 322, Über die Struktur der Moaeischalen aus Neuseeland und die Bedeutung der Eischale für die Systematik, ebendort Bd. 20 (1870), S. 106. Polarisationsmikroskopische Untersuchungen an Eischalen hat angestellt: A. Kelly, Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidung im Tierreich, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 35 (1901), S. 429; vgl. auch A. Clevisch, Beiträge zur Struktur und Physiologie der Vogeleischalen, Bonner Phil. Diss. 1913 und W. I. Schmidt, Einiges über den Bau der Kalkschale des Vogeleies. Verh. D. Zool. Ges. 1922, S. 107. 2) Der organische Bestandteil der Eischale vom Huhn, Krokodil (und auch von *Echidna)* ist ein Keratin, nicht aber bei Schildkröten, Schlangen (und verschiedenen Haifischen).

fachen Lage von Sphärokristallen sind, so würde es sich am meisten empfehlen, nur von einer Innen- und Außzenlage der Kalkschale zu sprechen.

An einem Eischalenquerschliff, etwa vom Straußz, nimmt man in gewöhnlichem Licht eine horizontale und eine vertikale Gliederung wahr. Jene besteht aus einer feinen Wachstumsschichtung, die im allgemeinen der Oberfläche der Schale parallel geht und besonders gut in ihren inneren Abschnitten sichtbar ist, hier auch etwas welligen, zur Vertikalschichtung in Beziehung stehenden Verlauf darbietet. Diese dagegen tritt als prismenartige Gliederung in der Außzenlage hervor. Den knopfartigen Enden der Mamillen kommt ein radialfaseriger Bau zu. Auch nach außzen hin strahlen vom Radiationsmittelpunkt der Mamillen, zunächst leicht divergierend, einzelne Züge aus, die aber in dem Maßze, wie sie sich der Schalenoberfläche nähern, immer mehr parallele Anordnung annehmen und so den äußzeren Lagen die auch von Kelly besonders hervorgehobene Zusammensetzung aus Säulen aufprägen, die allerdings in gewöhnlichem Licht nur an sehr dünnen Schliffen wahrnehmbar sind, da sie durch sehr feine Grenzlinien geschieden werden, die gegenüber der Horizontalschichtung zurücktreten. [1])

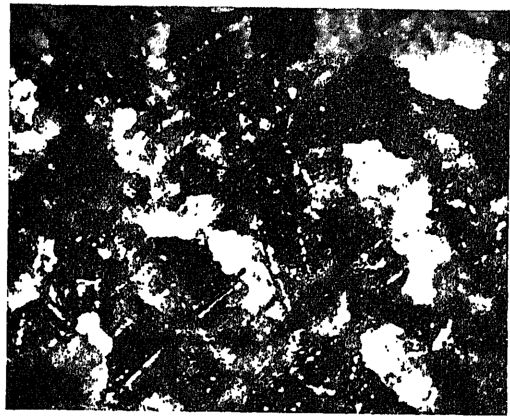


E. Leitz, Wetzlar, phot. Vergr. 60 : 1.
Abb. 93. Querschliff durch die Eischale eines Seetauchers (Colymbus).

In polarisiertem Licht aber (Abb. 92 u. 93) macht sich die säulenartige Gliederung der äußzeren Lage in der auffälligsten Weise be-

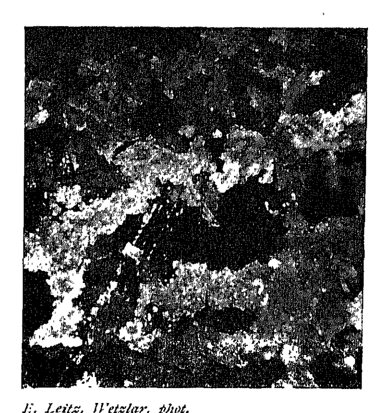
1) Während Flachschliffe durch Eischalen nach den üblichen Methoden mit einiger Geduld sich ohne Schwierigkeiten gewinnen lassen, erfordert die Herstellung von Querschliffen die Anwendung eines Kunstgriffes, der auf Nathusius v. Königsborn zurückgeht: man kittet eine Anzahl von Schalenbruchstücken möglichst gleicher Krümmung sorgfältig mit festem, durch Erwärmen verflüssigten Kanadabalsam aufeinander, sägt mittels einer Laubsäge aus dem ganzen Stück ein zum Schleifen geeignetes Plättchen heraus und bearbeitet so eine Anzahl von Querschliffen gleichzeitig; dadurch werden wenigstens die in der Mitte des Präparates gelegenen Schliffe vor dem Zerbröckeln geschützt, das beim allmählichen Dünnschleifen an seinen Rändern einzutreten pflegt. — Sehr dünne Flachschliffe erhält man, wenn man Schalenstücke durch Reiben mit einem säurebefeuchteten Wattebausch — von außen oder von innen her — verdünnt.

merkbar: steht die freie Kante des Schliffes diagonal zu den Schwingungsrichtungen der Nicols, so herrscht ziemlich gleichmäßige und starke Helligkeit. Je mehr aber der Schliff der Orthogonalstellung genähert wird, umsomehr machen sich Unterschiede der Helligkeit entsprechend der vertikalen Gliederung geltend, bis schließlich so kontrastreiche Bilder wie in Abb. 92 auftreten, in denen helle und dunkle Säulen miteinander abwechseln. Verfolgt man jetzt das Verhalten der



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 94. Flachschliff durch die Schale des Straußeneies (Struthio). Vergr. 45:1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 95. Flachschliff durch die Schale eines Gänseeies (Anser). Vergr. 45:1.

einzelnen Säulen gegen die Mamillen hin, so sieht man, wie sie sich in dieser Richtung allmählich zuschärfen, und kann hier und da, bei günstiger Schliffführung, feststellen, daß sie bis zum Radiationspunkt der Mamillen vordringen. Da diese Säulen nach außen hin an Breite zunehmen, wird verständlich, daß nicht alle vom Mittelpunkt der Mamillen ausgehenden durch die ganze Schalendicke bis an ihre Oberfläche zu verfolgen sind.

Die eine Schwingungsrichtung in den Säulen geht einigermaßen ihrer Längsachse parallel; sie erweist sich durch Prüfung über dem Polarisator allein (matte Konturierung, wenn die Säulen längs seiner Schwingungsrichtung gehen) oder mit der Gipsplatte zwischen gekreuzten Nicols als der Hauptschnitt (Richtung größerer optischer Elastizität).

Zur weiteren Deutung der Beobachtungen ziehen wir Flachschliffe durch die Schale zu Rate. Durch die Außenlage geführt, bieten sie in gewöhnlichem Licht (abgesehen von einigen noch zu besprechenden besonderen Verhältnissen: Phosphatkörnchen s. u.) unscheinbare Bilder dar, in polarisiertem aber ein sehr charakteristisches — und bei den verschiedensten Formen im wesentlichen

wiederkehrendes — an einen Gesteinschliff erinnerndes Aussehen. Sie erscheinen nämlich, was auch bereits Kelly angibt, aus zahlreichen, unregelmäßig geformten Feldchen zusammengefügt, die gewöhnlich in feinzackigen Grenzen aneinander stoßen (Abb. 94 und 95), beim Drehen des Objekttisches bald hier, bald da auslöschen — und zwar vollkommen gleichmäßig im Bereich jedes Feldes — und an dünnen Schliffen in prächtigen Interferenzfarben erstrahlen. Ein Vergleich der Ausmaße am Quer- und Flächenschliff der Schale lehrt, daß die Feldchen des letzten nichts anderes sind, als die Durchschnitte der Säulen in jenem. Die Größe der Feldchen, d. h. also der Durchmesser der Säulen, schwankt erheblich bei den einzelnen Formen (vgl. Abb. 94, 95 und 96), auch kann die Beschaffenheit ihrer Grenzlinien Unterschiede aufweisen. Konoskopisch geprüft lassen derartige Flachschliffe meist exzentrische, negativ einachsige Interferenzbilder beobachten. Die optische Achse der Prismen steht also nur annähernd senkrecht zur Schalenfläche.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 96. Flachschliff durch die Außenschicht der Eischale vom Eisvogel (Alcedo). Vergr. 320:1.

Flachschliffe durch die Mamillenschicht sind von ganz anderem Aussehen (Abb. 97). Die radialfaserige Struktur der Mamillen, die wir bei genauer Untersuchung im Querschliff der Schale feststellten, tritt im Flachschliff noch besser hervor; besonders schön konnte ich sie an derartigen Präparaten vom Eisvogel *(Alcedo ispida)* beobachten. Hier erscheinen Flachschliffe durch die frei vorstehenden Teile der Mamillen (die also im Schliff isoliert



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 97. Flachschliff durch die Mammillenschicht der Eischale vom Eisvogel (Alcedo). Vergr. 320:1.

nebeneinander vorliegen) gleich sehr regelmäßig gebauten und feinfaserigen Sphärokristallen von rundlichem Umriß. In etwas höherem Niveau der Schale, dort wo die Mamillen sich seitlich zu berühren beginnen, wird der Charakter der Sphärokristalle anders, indem ihre Elemente sich nach außen hin keilförmig verbreitern. An etwas dickeren Schliffen kann man durch Bewegung der Mikrometerschraube allmählich die Keile aus dem feinfaserigen Teil der Mamille hervorgehen sehen. So kommen Bilder zustande, wie sie unsere Abb. 97 bietet: der feinfaserige Teil der Mamille schimmert aus der Tiefe hindurch und die keilförmigen Stücke säumen ihn ringsum ein. Diese Keile sind die ersten Anfänge der Säulen, wie sie oben besprochen wurden, die allerdings beim Eisvogel viel geringere Länge erreichen als beim Strauß.

Beim Eisvogel bröckelte die Schale bei Druck von der Fläche her (so bei der Herstellung von Flachschliffen) leicht in Stücke auseinander, die je einem der Sphäriten entsprachen.

Somit gelangen wir zur folgenden Auffassung vom Bau der kalkigen Vogeleischale: sie besteht in ihrer g a n z e n Dicke aus e i n e r Lage von Sphärokristallen; ihre nach der Schalenhaut zugewandten Abschnitte, die frei vorspringenden Mamillen, sind aus sehr feinfaserigen Elementen aufgebaut; nach außen hin aber erreichen die Bauelemente der einzelnen Sphäriten viel größere Dimensionen, indem sie, rasch an Querschnitt zunehmend, zu keilförmigen Kristallen auswachsen; von diesen durchmessen nur einzelne, allmählich sich zu parallelen Säulen ordnend, die ganze Dicke der Schale, während die übrigen, von jenen in der Entwicklung gehemmt, ihre Ausbildung vorzeitig abschließen. Eine solche Auffassung, die, im Gegensatz zur bisherigen, Mamillen- und äußere Schicht in innigen Zusammenhang setzt, findet auch ihre Stütze durch einen Vergleich mit dem Bau gewisser Reptilieneischalen (s. u.).

Noch eine, bisher nicht ganz geklärte Eigentümlichkeit mancher Vogeleischalen bleibt nachzutragen. Auf Flachschliffen durch die Schale nimmt man öfter (so beim Strauß und bei der Gans) im oberen Teile der Mamillen und in dem angrenzenden Abschnitt der Außenlage zahlreiche dunklere, d r e i e c k i g e F i g u r e n wahr, die sich bei stärkeren Vergrößerungen als Ansammlungen kleiner Körnchen und zwar als E i n s c h l ü s s e i m K a l k s p a t erweisen. Auf dem Schalenquerschliff erscheinen sie entsprechend als dunkle Segmente der Mamillen und der angrenzenden Teile der Säulen. K e l l y (a. a. O.) hat sie als Kügelchen von p h o s p h o r s a u r e m K a l k angesprochen und erklärt ihre eigenartige Gruppierung, wie sie in den oben genannten Dreiecken zum Ausdruck kommt, so, daß die anfangs entstande-

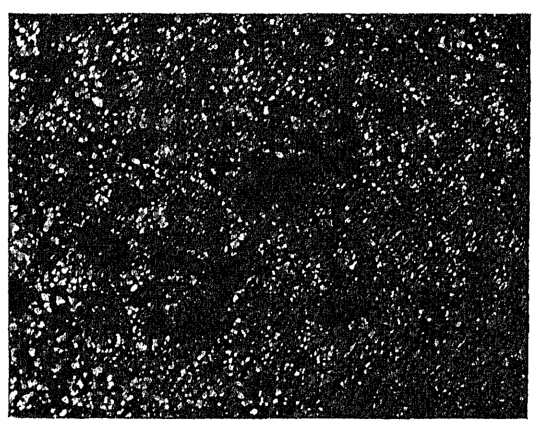
nen Kristalle viel Phosphat enthalten, aber nicht zusammenhängen oder während des Wachstumsprozesses auseinander gerückt werden. Später wird weniger Phosphat abgeschieden, und indem der neu ausfallende Kalk in gleicher Orientierung an die bereits vorhandenen Kristalle ansetzt, werden diese von einer Rinde phosphatfreien, klaren Calcits umschlossen. Übrigens dürfte der phosphorsaure Kalk nicht stets in dieser Anordnung, sondern auch mehr gleichmäßig verteilt im Calcit vorkommen; so erschien es mir wenigstens bei *Colymbus* und *Alcedo*.[1])

Die kalkigen Eischalen der Reptilien zeigen z. T. in wesentlichen Punkten Übereinstimmung mit jenen der Vögel. Schon Nathusius v. Königsborn erkannte, daß im Schildkrötenei die Schale aus kalkigen, in einfacher Lage nebeneinander gelegenen Buckeln zusammengesetzt ist, deren radialfaserige Struktur er hübsch abbildete, die er aber nicht als kristallinische Bildungen anerkennen wollte, weil sie so erhebliche Mengen von organischer Substanz enthalten, daß ihre Struktur nach dem Entkalken unverändert zurückbleibt. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß die Buckel Sphärokristalle sind, wie sie auch bereits als solche von Kelly angesprochen und im Flachschliff in polarisiertem Licht dargestellt wurden: sie zeigen alsdann ein Sphäritenkreuz. Eigenartiger Weise ist der Kalk im Schildkrötenei nicht wie bei den übrigen Reptilien und den Vögeln Calcit, sondern Aragonit, was Kelly[2]) durch Prüfung der Brechungsindices und des spezifischen Gewichtes erwiesen hat und ich durch Nachprüfen mit der Meigenschen Reaktion (Mohrsches Salz) bestätigen kann (s. aber unten: Achsenbild!).

Während so im Schildkrötenei die Kalkschale offensichtlich in ihrer ganzen Dicke aus einer einfachen Lage von Sphärokristallen besteht, bietet das Schlangenei nach Nathusius v. Königsborn Zustände dar, die zu jenen beim Vogelei überleiten: die Nadeln eines

1) Nathusius v. Königsborn beschreibt (1868 a. a. O. S. 235) in Flachschliffen durch die Mamillenschicht vom Straußenei in den äußersten freien Enden Gruppen dunkler Streifen, die den Eindruck von Kristallnadeln machten. Er erwägt auch (Anm. S. 235 a. a. O.), ob es nicht vielleicht phosphorsaurer Kalk sei, aber andererseits auch, ob es sich um in die Mamillen eingeschlossene Fasern der Schalenhaut handele. Mit der letzten Vermutung trifft er nach meinen Beobachtungen an Flachschliffen durchs Gänseei das Richtige: hier begegneten mir Bildungen, die genau dem (in Fig. 5, Taf. XIII bei Nathusius v. Königsborn) Dargestellten entsprechen und sich unter starker Vergrößerung als z. T. lufterfüllte Spalten erwiesen, die allem Anschein nach dadurch zustande kommen, daß Fasern der Schalenhaut von den Mamillen eingeschlossen werden, beim Austrocknen der Eischale schrumpfen, wobei dann Luft eindringt. 2) Kelly (a. a. O.) gibt an, die Schildkröteneischale bestehe aus „Conchit"; diese von Kelly als neue Modifikation des kohlensauren Kalkes betrachtete Substanz hat sich als mit Aragonit identisch erwiesen.

jeden Sphärolithen sind nämlich nach außen hin viel länger entwickelt als nach innen und nehmen dadurch, daß die benachbarten Sphärokristalle gegen die Oberfläche hin sich berühren, hier einen mehr parallelen Verlauf an, sodaß diese Anteile eines jeden Sphärokristalls den Charakter von dünnen Säulen gewinnen, während die nach dem Eiinnern frei vorspringenden den Mamillen im Vogelei entsprechen. Ähnliche Verhältnisse konnte ich auch bei einem nicht näher bestimmbaren Schildkrötenei feststellen: auf dem Querschliff zeigte sich, daß auch hier die Sphärolithen nach außen dicht zusammenschließen und ihre Nadeln dabei parallele Anordnung gewinnen. Auf einem Flachschliff durch den äußeren Schalenteil (Abb. 98), der also die genannten Abschnitte der Nadeln quer getroffen enthält, lassen sich demnach keine Sphäritenkreuze wahrnehmen, wofern auf die Schliffebene eingestellt wird, wohl aber erscheinen Bertrandsche Kreuze, wenn man das Objektiv auf die ideellen, im Präparat nicht enthaltenen Mittelpunkte der Sphärolithen richtet. In konvergentem polarisiertem Licht gibt aber ein solcher Schliff (beim Verschieben vielfach wechselnde) optisch negative Achsenbilder, deren zweiachsiger Charakter, wie er gemäß der Meigenschen Probe zu erwarten gewesen wäre, nur undeutlich hervortrat.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 98. Flachschliff durch die oberflächliche Lage der Eischale einer Schildkröte. Vergr. 70 : 1.

Aus dem Vorstehenden ist ersichtlich, daß bei diesen Kalkschalen manche Übergänge von typischen Sphärokristallen zu jenen abgeänderten Gestalten vorliegen, wie sie uns in der Vogeleischale begegnen.

Kelly gibt an, daß beim Alligator gemäß Flachschliffen das kristallinische Material strahlig gruppiert und auf Querschliffen unregelmäßige dicht gelagerte Prismen zu erkennen seien. Doch finde ich nach Untersuchung eines nicht näher bestimmten Krokodileies, daß der sphärokristallinische Bau hier sehr stark zurücktritt. Die Abscheidung des Kalkes beginnt schon in der Schalenhaut, die der Kalkschale innen anliegt. Hier begegnete ich nämlich reichlich großen plättchenförmigen Kalkgebilden, die sich durch ihre voll-

kommen gleichmäßige Auslöschung in polarisiertem Licht als einzelne Kristallindividuen erweisen und die Neigung besitzen, zu drei, vier und mehr miteinander zu verwachsen, wobei sternartige Bildungen entstehen können (Abb. 99). Neben diesen Sternen fand ich Anhäufungen kleiner Kugeln, die zwischen gekreuzten Nicols positive Sphäritenkreuze darbieten.[1])



F. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 99. Rosettenartig angeordnete Kalkkristalle in der Schalenhaut eines Krokodileies. Vergr. 60 : 1.

In der innersten Lage der eigentlichen Kalkschale des Krokodileies rücken nun ähnliche Plättchen, die z. T. gut ausgebildete Kristallflächen erkennen lassen, zu einer unmittelbar an die Schalenhaut angrenzenden, geschlossenen Lage zusammen. Weiter nach außen hin treten in der Eischale beträchtliche Lücken auf, indem die innerste Lage an zwar zahlreichen aber isolierten Stellen durch vielfaches, paralleles Übereinanderschichten der genannten Kalkplättchen verstärkt wird, sodaß sich pfeilerartige Bildungen auf der Innenlage erheben. Diese verbreitern sich in der Außenschicht des Eies wieder etwas, sodaß die zwischen ihnen gelegenen Lücken stellenweise überbrückt werden und so in der Oberfläche des Eies wiederum eine dünne, zwar nicht vollständig geschlossene, aber doch nur von Poren durchsetzte Decke zustande kommt. Flachschliffe durch die Kalkschale, insbesondere die innerste geschlossene Schicht liefern Bilder (Abb. 100), die insofern an diejenigen durch die Außenschicht des Vogeleies erinnern, als auch hier zahlreiche je einem Kristall entsprechende, aber viel glatter begrenzte Feldchen vorhanden sind; diese Übereinstimmung ist aber nach dem eben Gesagten keine wesentliche. Aus dem starken Wechsel zwischen Helligkeit und Dunkel bei gekreuzten Nicols und aus der beträchtlichen Änderung der Lichtbrechung beim Drehen des Präparates über

1) Bereits Nathusius v. Königsborn hat derartige „Körperchen", die wir als Sphärokristalle ansprechen müssen, aus dem Schildkröten- u. Schlangenei beschrieben.

dem Polarisator allein, kann man entnehmen, daſz die optische Achse der Plättchen nicht senkrecht zu ihrer Fläche steht, wie ich auch konoskopisch in den Flachschliffen keine Achsenbilder beobachten konnte. Auch in der Kalkschale trifft man hier und da auf die für die Schalenhaut erwähnten kleinen Sphärokristalle.

Wie in der kalkigen Schale der Vogeleier, so begegnet man auch in derjenigen der Reptilieneier den körnigen Einlagerungen von Calciumphosphat. Kelly (a. a. O.) beschreibt, daſz sie in den Sphärokristallen der Schildkröteneier konzentrische Ringe um den Mittelpunkt bilden. Ich sah sie in den Calcitkristallen des Krokodileies als unregelmäſzige Anhäufungen eingelagert.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 100. Flachschliff durch die kalkige Schale eines Krokodileies, innere Schicht. Vergr. 12 : 1.

Kalkige Hüllen sind auch bei den Eiern von Schnecken bekannt und entstehen hier in ähnlicher Weise wie bei den Vögeln. Bereits Turpin (1832) beschrieb sie bei den Eiern von *Helix aspera* und *hortensis* und teilt mit, daſz diese Schalen beim Zerdrücken Rhomboeder liefern. Rose (1858) bestätigte und erweiterte diese Ergebnisse bei *Helix pomatia* dahin, daſz die Kalkspatrhomboeder alle mit ihrer Hauptachse senkrecht zur Oberfläche stehen, im übrigen aber verschiedene Lage haben. Kelly hat die Eischalen von *Ampullaria, Helix, Bulimus* untersucht und kommt auch hier zum Ergebnis, daſz der Kalk Calcit sei. Die Innenfläche von *Bulimus*eiern erwies sich aus Sphärokristallen gebildet, deren Elemente aber nicht nadelig, sondern von einiger Dicke, sogar Rhomboeder sind und die demnach in polarisiertem Licht nur ein unregelmäſziges Sphäritenkreuz zeigen. Auch die ganze Eischale von *Helix* soll nach Kelly aus einer solchen Mamillarschicht bestehen. *Ampullaria* dagegen hat noch eine dünne aus ganz unregelmäſzig und locker gelagerten „Prismen" bestehende Schicht, *Bulimus* dicht gelagerte Prismen. Auch hier *(Bulimus)* kommen Phosphatkügelchen vor. Die Eischale von *Helix* lieſz im Gegensatz zu den anderen im Innern der Kristalle keinerlei organische Substanz nachweisen, dagegen sind die kristallinischen Körner untereinander dadurch verkittet.

Von hierher gehörigen Objekten konnte ich nur die Eischalen einer *Amphidromus*art [1]) untersuchen. Stücke derselben zeigen schon

1) Auch hier danke ich Herrn Prof. Dr. A. Strubell für die freundliche Überlassung dieses Materials herzlich.

unter schwächeren Vergrößerungen eine mosaikartige, aber nicht ganz lückenlose Zusammensetzung aus kleinen, etwas unregelmäßig begrenzten Teilchen. Im inneren Teil der Schale besteht jedes Mosaiksteinchen aus einer Gruppe parallel gelagerter Kalkfasern, die in benachbarten ihre geradlinige Fortsetzung erfahren, in übereinander gelegenen sich rechtwinklig kreuzen. Der optische Charakter dieser Fasern ist positiv in bezug auf ihre Länge. Im äußeren Teil der Schale tritt ein solches Verhalten fast ganz zurück; vielmehr baut sich hier jedes Mosaikelement aus einem oder einigen unregelmäßig begrenzten Kristallindividuen auf. Andeutungen von sphärolithischem Bau habe ich in der Schale nicht wahrnehmen können. Es ist möglich, daß Anhäufungen kleiner dunkler Körnchen, die man vor allem in den Außenteilen der Schale sieht, Phosphateinschlüsse darstellen. Eine Prüfung des Kalkes der *Amphidromus*-Schale mit der Meigenschen Reaktion (Mohrsches Salz) ergab eindeutig seine Calcitnatur (gelber Niederschlag); der Gehalt der Eischale an organischer Substanz ist, nach dem Verhalten beim Entkalken zu schließen, nicht ganz gering.

ZWEITE GRUPPE

KUTIKULARBILDUNGEN,
BEI DENEN DIE ORGANISCHE SUBSTANZ TRÄGER DER STRUKTUR UND DOPPELBRECHUNG IST

ABSCHNITT I

ALLGEMEINES ÜBER ENTSTEHUNG UND DOPPELBRECHUNG ORGANISIERTER SUBSTANZEN
INSBESONDERE FIBRILLÄRER STRUKTUREN

1. ENTSTEHUNG VON FIBRILLEN

Während wir es bisher mit echt kristallinischen Bildungen zu tun hatten, betreten wir nun das Gebiet der halbisotropen Strukturen (s. S. 3), deren Feinbauteilchen gegenüber dem Raumgitter eines Kristalls einen niedrigeren Grad der Ordnung einhalten. Daher ist es angebracht, zunächst einmal ganz allgemein die bereits in der Einleitung (S. 6 f.) gestreifte Art der Entstehung und die Ursachen der Doppelbrechung solcher Strukturen näher ins Auge zu fassen.

Unsere Vorstellungen über die Bildung „organisierter Substanzen" haben durch die kolloidchemische Forschung eine außerordentliche Vertiefung erfahren. Während viele Morphologen die Entstehung etwa einer Fibrille in den Zeitpunkt ihres Sichtbarwerdens im Mikroskop verlegen, ist dem Kolloidchemiker gewiß, daß sie alsdann bereits ultramikroskopische Entwicklungsstufen durchlaufen hat. Denn das Auftreten von Strukturen ist in anorganismischen Kolloiden bei der Gallertbildung überaus häufig beobachtet, und zwar handelt es sich dabei stets um eine Abnahme des Dispersitätsgrades: d. h. kleinere Ultramikronen legen sich zu größeren und diese wiederum zu Verbänden höherer Art zusammen, die schließlich dem unbewaffneten Auge als Flocken und dergl. sichtbar werden können. Die Zusammenlagerung beruht auf einer gegenseitigen Anziehung der Ultramikronen, auf einer micellaren Anziehungs- oder Richtkraft, wie man sie im Vergleich mit der molekularen nennen könnte.[1]) Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß die organisierten Substanzen als Kolloide denselben Gesetzmäßigkeiten unterworfen sind, wie die anorganismischen Kolloide, wenn diese Gesetze auch infolge ihrer verwickelteren Zusammensetzung selten so rein hervortreten werden, wie in jenen Idealfällen, die der Kolloidchemiker planvoll herstellt.

Strukturen von größerer Dauerhaftigkeit bestehen im Organismus stets aus chemisch wesentlich einheitlichen (und gegenüber dem Protoplasma vergleichsweise einfachen) Substanzen wie Chitin, Kollagen, Elastin, Spongin (auch der Muskelsubstanz sind besondere Eiweißkörper eigen). Unter diesem Gesichtspunkte und zugleich bei Berücksichtigung des über die micellaren Anziehungskräfte Gesagten erscheint die Strukturentstehung als ein der Kristallisation verwandter Vorgang, insofern nämlich, als es sich um eine gesetzmäßige Zusammenlagerung gleichartiger Teile durch ihre eigenen Kräfte handelt. Mit der Strukturgebung wird die freie Beweglichkeit der einzelnen Micelle, wie sie in der kolloidalen Lösung besteht, eingeschränkt, praktisch aufgehoben und daher bedeutet jede Strukturgebung eine Annäherung an den festen Zustand.[2])

Überaus häufig entstehen im Tierkörper fadenförmige Strukturen, Fibrillen, teils im Zellplasma (z. B. Tonfibrillen der Epider-

1) Vgl. Einleitung S. 6 Weissenberger, ferner R. Zsigmondy, Über Gelstrukturen, Physikal. Zeitschr. Bd. 14 (1913) S. 1099.

2) So wird man sich z. B. bei Entstehung einer Chitinkutikula vorstellen dürfen, daß das Chitin zunächst — beim Abbau der Protoplasmateile, aus denen es hervor-

mis), teils in Interzellular- und Kutikularsubstanzen (z. B. die leimgebenden Fasern des Bindegewebes), ja in Körperflüssigkeiten (z. B. Fibrinfasern). Bei weitgehender chemischer Verschiedenheit besitzen sie alle (in Wasser untersucht, s. S. 208) das gleiche optische Verhalten: sie sind positiv einachsig doppelbrechend mit Richtung der optischen Achse in der Faserachse (über Erscheinungen der Zweiachsigkeit s. S. 213). Für verschiedene Fibrillenarten konnte durch neuere Untersuchungen dargetan werden, daſz ihre Bildung sich in wesentlich übereinstimmender Weise und grundsätzlich so vollzieht, wie oben für anorganismische Kolloide beschrieben wurde.

Beginnen wir mit der Entstehung der Fibrinfasern. Aus dem lebenden Körper entnommenes Blut gerinnt bekanntlich nach längerer oder kürzerer Zeit, d. h. es nimmt allmählich eine gallertige Beschaffenheit an (Blutkuchen). Mikroskopisch untersucht stellt sich die Gerinnung als Ausscheidung von Fasern aus der Blutflüssigkeit, als die Entstehung eines mehr oder weniger dichten Netzes feinster und äuſzerst schwach lichtbrechender Fäden dar. Ranvier verglich den Prozeſz bereits mit einem Kristallisationsvorgang und Eberth und Schimmelbusch die Fäden mit Kristallnadeln. Untersucht man die Fibrinbildung im Dunkelfeld, [1]) so sieht man nach der bekannten Agglutination der Blutplättchen im Verlaufe von 1—2 Minuten sich Nadeln ausbilden, die meist an den Blutplättchenhaufen anschieſzen, aber auch in der freien Plasmaflüssigkeit entstehen und dann nach beiden Seiten gleichmäſzig spitz zulaufen. Ihre Zahl und die Gröſze der einzelnen nimmt stetig zu, und in kurzer Zeit ist das ganze Sehfeld mit einem dichten Filz von Nadeln erfüllt. Diese Er-

geht — in molekularer Verteilung erscheint; wie nun in einer Lösung, die verschiedene Salze enthält, diese einzeln für sich kristallisieren (von dem Entstehen von Mischkristallen wird abgesehen), weil eben die gleichartigen Teilchen sich zum Raumgitter zusammenfügen, so werden auch die Chitinmolekeln vermöge ihrer Gleichartigkeit sich zu Ultramikronen und diese zu Verbänden höherer Art zusammenlegen. Besondere Umstände werden dafür maßgebend sein, daß die Chitinbildung nur an bestimmten Stellen der Zelle (meist an der Oberfläche) erfolgt, vielleicht, weil nur hier Plasma zu Chitin abgebaut wird, oder nur hier die Bedingungen für eine Zusammenlagerung der Ultramikronen (etwa durch stärkeren Wasserverlust der Zelloberfläche) gegeben sind.

1) H. Stübel Ultramikroskopische Studien über Blutgerinnung und Thrombocyten, Pflügers Arch. Bd. 156 (1914), S. 361. — Stübel empfiehlt, in Anlehnung an Bürker, folgendes Verfahren (für Säugetiere insbesondere den Menschen): aus einer Stichwunde läßt man einen Bluttropfen auf einen Paraffinblock fallen. Dieser wird in eine feuchte Kammer gebracht, woselbst sich die roten und weißen Blutkörperchen nach etwa 20 Minuten absetzen; dann wird die oberflächliche Plasmaschicht durch Berührung mit einem sorgfältig gereinigten Deckglas abgehoben, dieses mit der benetzten Seite auf einen vollkommen sauberen Objektträger gebracht und mit Wachs umrandet.

scheinungen legen ohne weiteres den Gedanken an einen Kristallisationsprozeſz nahe. Für eine Untersuchung in polarisiertem Licht, die wertvollen Aufschluſz über ihren Feinbau geben könnte, sind die Nadeln viel zu dünn. Doch läſzt sich, wie L. Hermann zuerst beobachtete, an dickeren Fibrinfasern die positiv einachsige Doppelbrechung leicht feststellen. Übrigens hat auch v. Ebner (Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie usw.) die Möglichkeit, daſz die Doppelbrechung der organisierten Substanzen auf kristallinischer Beschaffenheit beruhe, im Auge behalten und zwar gerade unter Hinweis auf die Gerinnung des Blutfibrins. „Sollte", so fragt v. Ebner (a. a. O. S. 221) in der längst aufgegebenen Vorstellung von der Organisierung des Faserstoffes vielleicht insofern etwas Wahres sein, als der Prozeſz der Bildung der Fibrillen des Bindegewebes, des Knochens und Knorpels, kurz der leimgebenden Fibrillen bezüglich des molekularen Vorgangs eine Analogie zeigt mit der Bildung der Fibrinfasern? Sollte in der Tat, wie das früher öfters ausgesprochen wurde, die Bindegewebsfibrille durch eine Art Kristallisationsprozeſz entstehen?"

In neueren Untersuchungen von E. Hekma,[1]) sind weitere Vorstufen der Fibrinbildung bekannt geworden. Die erste besteht im Übergang des Fibrins aus dem Emulsions- in den „wahren" Suspensionszustand, d. h. aus einem kolloidalen System mit flüssiger disperser Phase in ein solches mit fester, bezw. halbfester disperser Phase. Bei diesem Übergang erscheinen zunächst kaum wahrnehmbare Ultramikronen, dann nach und nach etwas gröſzere längliche Ultramikronen und Mikronen von Nadel- und Fädchenform. In der zweiten Periode reihen sich die länglichen Ultramikronen und Mikronen längs aneinander und bauen sich durch Anlagerung von zuvor unsichtbaren Fibrinmolekülkomplexen zu gröſzeren nadelförmigen Mikronen und schlieſzlich zu richtigen Fäden aus. Daſz Fibrin sich scheinbar ohne weiteres als gröſzere nadel- und fädchenförmige Gebilde ausscheiden kann, ist nach Hekma auf ein zeitliches Zusammentreffen der beiden genannten Abschnitte seiner Entwicklung zurückzuführen. Allen, morphologisch scheinbar noch so verschiede-

1) Das Fibrin und seine Beziehung zu einigen Problemen der Biologie und Kolloidchemie: VI, Über den physikalischen Fibrinausscheidungs- bezw. Gelbildungsmodus in natürlichen und künstlichen Gerinnungsflüssigkeiten, Biochem. Zeitschr. Bd. 73 (1916), S. 370; VII, Über die Ähnlichkeit des Fibrinausscheidungsvorgangs mit einem Kristallisationsprozeß einerseits und einem kolloidalen Ausfällungsprozeß andererseits, sowie über die Natur der Fibringerinnung überhaupt, ebendort Bd. 73 (1916), S. 428; XII, Über die mizellarkristallinische Beschaffenheit des Fibrins, ebendort Bd. 77 (1916), S. 273.

nen „Gerinnungsformen" des Fibrins kommt im Grunde dieselbe Struktur und Entwicklungsgeschichte zu: sie sind sämtlich aus länglichen Mikronen und Ultramikronen aufgebaut.

Obwohl nun Hekma die Fibrinausscheidung nicht als Kristallisationsprozeß, sondern als einen Entquellungsvorgang bezeichnet wissen möchte, so stellt er doch fest, daß die Nägelischen Vorstellungen von einem micellaren Aufbau der organisierten Substanzen im wesentlichen bei dem Fibrin zutreffen. Nur sind nach der Vorstellung von Hekma in optisch leeren Fibrinlösungen die Elementarteilchen dieses Eiweißkörpers in gequollenem Zustand enthalten und bei der Entquellung treten sie zu kleineren oder größeren Verbänden zusammen.

Im Sinne von Hekma wäre dann ein Micell ein „flüssiger Micellarkristall" („das amikroskopische System Fibrinsubstanz + Elektrolyt + Wasser"); Fibrinalkali-[1]) und Fibrinsäurehydrosole wären also Micellarlösungen, die Fibrinelementarteilchen entquollene Micelle, die Ultramikronen und Mikronen Längsverbände von solchen. So bezeichnet Hekma die Ausscheidung des Fibrins als einen Micellarkristallisationsprozeß.

Wesentlich übereinstimmende Vorstellungen entwickelt W. v. Gaza[2]) über die Entwicklung der leimgebenden Fasern. Im Augenblick seiner Entstehung ist das Kollagen kolloidalflüssig. Der Übergang zum festen orts- und formbeständigen Strukturelement kann als ein „organisch synäretischer Vorgang" aufgefaßt werden.[3]) Die Fibrillen erscheinen als die Ausscheidung einer festen Phase und werden mikroskopisch als doppelbrechende Elemente in dem vorher homogenen Medium kenntlich.[4]) v. Gaza hält die Zellen für den Anfang der Fibrillenentstehung notwendig; sind aber einmal Ansätze dazu vorhanden, so kann später durch „Oberflächenabsorption" das Dickenwachstum der Fibrillen automatisch weiter gehen. Nach ultramikroskopischen Untersuchungen von Möller (s. S. 203) sind die kollagenen Fasern aus fibrillenförmigen Ultramikronen aufgebaut. Bei den in Säure gequollenen Hautfasern erscheinen diese Fibrillen ultramikroskopisch als feine und feinste Linien.

1) Das im Blut enthaltene Fibrinogen ist nach Hekma eine Alkaliadsorptionsverbindung des Fibrins. 2) Die Zustandsänderung der Gewebskolloide bei der Wundheilung, Kolloidzeitschr. Bd. 23 (1918), S. 1. 3) Unter Synäresis versteht man die Entmischung einer Gallerte. 4) Ein umgekehrter Prozeß, Einschmelzen der Fibrillen, Entfestigung des Kollagens durch Quellung, findet bei der Wundheilung statt.

Wie man sieht, stimmen Hekma und v. Gaza darin überein, daſz die Entstehung oder wenigstens das Wachstum der Fibrillen auf einer gesetzmäſzigen Zusammenlagerung bezw. Anlagerung von Ultramikronen beruht, die durch deren eigene Kräfte herbeigeführt wird. Der Unterschied gegenüber Kristallisationsvorgängen im strengen Sinne besteht also nur darin, daſz es sich dort um ein Überführen zuvor ungeordneter Atome, Jonen oder Molekeln in Raumgitterstellung handelt, hier aber Feinbauteilchen gröſzerer Dimensionen, nämlich die Micelle, nur in bezug auf eine Richtung, die Faserachse, ausgerichtet werden. Die Kräfte, welche in beiden Fällen die Ordnung herbeiführen, sind wesentlich die gleichen.

Ähnliche Anschauungen hat auch bereits Biedermann[1]) vor nicht langer Zeit unter anderen Gesichtspunkten behandelt: „Es kann ja wohl kaum zweifelhaft werden, daſz die Anisotropie aller jener organisierten Fasern“ (gemeint sind vor allem Zellulose, Chitin, kollagene Substanz, Kalk) „(von den Kalkfasern der Schneckenschalen ist das selbstverständlich) im wesentlichen auf einer gesetzmäſzigen Anordnung der kleinsten Teilchen (Micellen) in denselben beruht, eine Anordnung, die man dann wohl als kristallartig bezeichnen darf, wobei es fraglich bleibt, inwieweit auch die Micelle an und für sich doppelbrechende Eigenschaften besitzen, was aus theoretischen Gründen wohl für wahrscheinlich gelten kann.“ (S. 47 a. a. O.) „Es kann nicht Zufall sein, daſz alle organischen in typischer Weise skelettbildenden faserigen Elemente die gleichen optischen Eigenschaften haben wie die kristallinischen Kalkfasern,[2]) und es ist auch höchst unwahrscheinlich, daſz die physikalischen Ursachen derselben hier prinzipiell andere sind wie dort.“ (S. 66 a. a. O.)[3]) Von solchen Erwägungen ausgehend, stellt Biedermann als Arbeitshypothese auf, daſz kutikulare und bindegewebige Fibrillen durch eine Art Kristallisationsprozeſz entstehen.[4]) „Es steht rein physikalisch betrachtet nichts im Wege, auch eine Zellulose- oder Chitinfaser als kristallinisch gebaut zu bezeichnen, wofern sie nur

1) Sekretion und Sekrete, Pflügers Arch. Bd. 167 (1917), S. 1. 2) Dazu ist aber zu bemerken, daß die Kalkfasern bei Mollusken nach meinen Befunden (s. S. 171 u. 175) wirkliche Kalkkristalle bestimmter Form sind, ferner z. T. schiefe Auslöschung besitzen, auch negativ doppelbrechend in bezug auf ihre Längsachse sind, so daß also doch erhebliche optische Unterschiede zwischen den Fasern aus organischer Substanz und den „Kalk“fasern bestehen. 3) Das letzte ist entgegen der Meinung von Biedermann doch der Fall: die Kalkfasern besitzen Kristallanisotropie, die organischen Fasern wenigstens zum Teil Stäbchendoppelbrechung, s. u. 4) Übrigens hat gelegentlich auch A. Meyer (Analyse der Zelle, I. Teil) andeutend erwogen, ob nicht Eiweißtrichite (fädige Eiweißkristalle) in den tierischen Zwischensubstanzen eine Rolle spielten.

durch ihre optischen Eigenschaften eine solche gesetzmäßige Anordnung der kleinsten Teilchen erkennen läßt". Diese Begriffsbestimmung ist auch insofern bedeutungsvoll, als damit auch das „Wachsen" solcher Gebilde ohne weiteres verständlich wird (S. 68—69 a. a. O.).

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen der ultramikroskopischen Forschung (s. S. 196—198) schließen R. O. Herzog u. W. Jancke[1]) aus den Interferenzbildern, die bei Durchleuchtung verschiedener tierischer Fasern (Sehnen-, Muskel-, Nerven-, Spinnfasern) mit Röntgenstrahlen erhalten wurden, daß in den fibrillären biologischen Strukturen Symmetrien vorliegen, die aber geringer sind als die der Bausteine in einem Kristall. „Es zeigt sich, daß den verschiedenen Gebilden verschiedene charakteristische Feinstrukturen metamikroskopischer Dimensionen zukommen ... und die Micellarhypothese Nägelis zu Recht besteht. Die histologische Struktur setzt sich bis zu den molekularen Faserelementen fort." —

Solchen Anschauungen, welche die Entstehung der Fibrillen auf eine Selbstordnung der Micelle zurückführen, stehen nun andere gegenüber, die Spannungen in der Muttersubstanz während der Entwicklung als wesentlich für die Ausbildung von Fibrillen betrachten.

Auf Grund von Versuchen, aus kolloidalen Substanzen doppelbrechende Fäden herzustellen (z. B. Einspritzen von Hühnereiweiß, Leim durch feine Röhren in absoluten Alkohol, Ausziehen von Schleim aus der Rachenschleimhaut mit zwei Pinzetten in einem Glas mit absolutem Alkohol) kam v. Ebner[2]) zum Schluß, daß sehr verschiedenartige kolloidale Substanzen, wenn sie während der Erhärtung oder Gerinnung einer orientierten Spannung ausgesetzt sind, eine mehr oder weniger ausgesprochen faserige Struktur annehmen, wobei gleichzeitig eine der Spannung

1) Verwendung von Röntgenstrahlen zur Untersuchung metamikroskopischer biologischer Strukturen, Festschr. K. Wilh. Ges. z. Förderg. d. Wiss. zu ihrem 10 jähr. Jubiläum, S. 118, Berlin 1921. Das Prinzip der Untersuchung ergibt sich aus folgendem. Durchstrahlt man einen Kristall mit weißem Röntgenlicht, so werden einzelne Wellenlängen abgebeugt und schwärzen die photographische Platte in symmetrisch angeordneten Punkten, deren Symmetrie der Anordnung der Bausteine des Kristalls entspricht. Verwendet man nach dem Beispiel von Debye und Scherrer einfarbiges Röntgenlicht, so gelingt es, die Struktur eines feinsten Kristallmehls, das z. B. zu einem Stäbchen geformt ist, zu untersuchen. Sind die Kristallsplitter völlig ungeordnet, so bildet die reflektierte Strahlung für jede Wellenlänge einen Kegel um den Einfallsstrahl und zeichnet sich auf der photographischen Platte als Kreis ab. Wird aber die Mannigfaltigkeit der Netzebenenlagen im beugenden Objekt um eine Dimension ärmer als im Falle des ungeordneten Kristallmehls, so entsteht ein monochromatisches Diagramm, das aus Punkten bezw. Streifen besteht. 2) Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen, Leipzig (1882).

entsprechende (positive) Doppelbrechung auftritt. Danach vermutete v. Ebner, daſz Fibrillenbildung und Doppelbrechung bei tierischen Geweben von derselben Ursache herrühren. Obwohl v. Ebner im allgemeinen nicht geneigt war, diese fibrillären Bildungen, da sie sich aus sehr verschiedenen Substanzen in ähnlicher Form ausscheiden und ihnen Kristallform mangelt, kristallinischen Charakter zuzusprechen, so wies er doch auf Beziehungen zwischen Kristallisationsprozessen und Fibrillenbildung hin, indem die Richtung, in welcher Molekularkomplexe sich aneinanderreihen, auch durch äuſzere Momente bestimmt werden kann wie z. B. beim Eis (optische Achse senkrecht zum Wasserspiegel).

Ohne die Schwierigkeiten zu unterschätzen, die darin gegeben sind, daſz die geforderten Spannungen im allgemeinen nicht nachgewiesen sind (vgl. aber S. 283 und 332), glaubte v. Ebner auch später [1]) seine Vorstellung, daſz bei der Prägung fibrillärer Strukturen orientierte Spannungen ein wesentliches Moment bilden, festhalten zu können. In der Tat würde diese Auffassung auch dem Prinzip der Denkökonomie für jene zahlreichen Fälle genügen, in denen der Fibrillenverlauf offensichtlich mit der Richtung gröſzter mechanischer Beanspruchung des fertigen Gebildes zusammenfällt (funktionelle Strukturen im Sinne von Roux): die gleichen Ursachen, welche die Fibrillen prägen, sichern auch ihre der Funktion entsprechende Anordnung.

In ähnlicher Weise wie v. Ebner hat sich neuestens auch H. Giersberg [2]) ausgesprochen. Ein Vergleich der Entstehung von Bindegewebsfasern, elastischen Fasern und den Fasern, welche die Schalenhaut des Eidechsen- und Vogeleies bilden — wovon die letzten in ihrem Wesen den elastischen ähneln — scheint ihm darzutun, daſz „der Vorgang der Faser- und Fibrillenbildung in sehr weitgehendem Maſze kein vitaler Vorgang an sich, sondern eine Folge mechanischer Kräfte ...... sei." Die Bildung der Fasern der Schalenhaut (der Reptilien- und Vogeleier) ist dem gestaltenden Einfluſz der lebenden Zelle gänzlich entzogen: von den tubulösen Drüsen in den Uteruswänden ausgestoſzene Drüsengranula verwandeln sich zunächst unter Wasseraufnahme in eine klebrige Masse; diese wird durch die Rotation des Eies im Eileiter zu Fäden ausein-

1) Über die [illegible] der leimgebenden Fibrillen insbesondere im Zahnbein, Sitzber. Akad. [illegible], Math. naturw. Kl. Bd. 115 (1906), Abtl. 3, S. 281.
2) [illegible] bei Reptilien nebst einer [illegible] über die Entstehung von Bindegewebsfasern und Faserstrukturen, [illegible], Bd. 41 (1921), S. 145, ferner Untersuchungen über Physiologie und Histologie des Eileiters der Reptilien und Vögel nebst einem Beitrag zur Fasergenese, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 120, (1922), S. 1.

andergezogen, die sich um das Ei herum legen, wobei, wahrscheinlich durch Entquellung, die klebrigen Fäden in die elastischen Fasern der Schalenhaut übergehen. Diese Vorgänge lassen sich natürlich nicht unmittelbar im Uterus feststellen, aber durch Beobachtungen und Versuche begründen. Kocht man die Schalenhaut von Reptilieneiern (oder Stücke des Nackenbandes vom Ochsen) mit schwacher Kalilauge, so gehen sie allmählich in eine klebrige Masse über, in der zunächst noch die Fasern als schleimige Fäden erhalten bleiben, die aber ihre typischen elastischen Eigenschaften verloren haben. In diesem Zustande kann man durch Zug beliebig neue, 1—3 μ dicke Fäden aus der kolloidalen Substanz herausziehen. Bei Neutralisation (mittels Essigsäure) unter Spannung erhärtet die Masse wieder, und die Fäden ziehen sich anscheinend unter Entquellung ein wenig zusammen, werden straff und zeigen nunmehr ganz den Charakter der alten elastischen Fasern. Man kann aber auch die Fasern durch Kalilauge derart zersetzen, daſz eine körnig flockige Masse entsteht, „die im wesentlichen aus kristalloider Substanz besteht, wie im Polarisationsmikroskop zu erkennen ist." Setzt man nun vorsichtig 2—5 %ige Essigsäure in Tropfen unter dem Deckglas zu, so wandelt sich die kristalloide Substanz unter Zusammenziehen in eine klebrige, fadenziehende Masse mit Körnchen und Kriställchen um. Überall dort, wo Zugspannung sich geltend macht, z. B. zwischen zwei Luftblasen, die auseinanderweichen, oder durch Zusammenziehung der kolloidalen Substanz, die an ihren Berührungspunkten am Deckglas haftet, entstehen schlieſzlich klebrige Fäden, die noch teilweise mit Körnchen durchsetzt sind. Bei weiterem Zusatz von Essigsäure gehen diese Schleimfäden unter Einschmelzung der Körnchen und Volumverminderung in den starren, elastischen Zustand über, so daſz an Stellen, an denen die Zugspannung sich besonders deutlich geltend macht, Fasern resultieren, die ganz an die ursprünglichen elastischen Fasern erinnern. An den übrigen Stellen geht die klebrig kolloidale Masse in den starren elastischen Zustand über, ohne daſz sich hier deutliche Faserstrukturen differenzierten. „Wir sehen also, wie eine kolloidale Masse lediglich durch Zusatz von etwas Essigsäure in den starren festen Zustand übergeht, und wie zugleich dort, wo Spannungsdifferenzen auftreten, sich Fasern differenzieren, die zum Teil ganz den Charakter zeigen wie die Fasern, aus denen sie hervorgegangen sind."

Zum mindesten muſz also die Möglichkeit einer solchen Faserentstehung auch im Organismus zugegeben werden und ganz zweifellos entstehen die Spinnfäden und verwandten Bildungen (s. S. 267) wesentlich unter denselben Bedingungen, die v. Ebner und Giersberg in ihren Versuchen setzten.

Es scheint mir nun keineswegs ausgeschlossen, daſz die v. Ebnersche Anschauung — Prägung der Fibrillen durch Spannung — und die vorher erörterte — Auskristallisieren der Fibrillen — sich in gewisser Hinsicht vereinen lassen. Schon Giersberg hat (1921, S. 160 Anmerkung) angedeutet, daſz auch, wenn man für die Bildung der Fibrillen Kristallisationsvorgänge annimmt, doch für die Richtung, in der sie sich anlegen, äuſzere Verhältnisse (Zug- und Druckkräfte) maſzgebend sind.

Eine solche Möglichkeit scheint nach ultramikroskopischen Beobachtungen von W. Möller[1]) wenigstens für die kollagenen Fasern durchaus gegeben. Bei ihrer Quellung tritt nämlich schlieſzlich ein Zerfall der Fibrillen in Micellkomplexe und Micelle ein; so entsteht eine Gelatinelösung. Erstarrt sie, dann vereinigen sich die Micellkomplexe unter bestimmten Umständen, z. B. bei der Einwirkung von Alkohol, wieder zu Fibrillen. Hierbei geht jedoch die Fibrillenbildung nach allen Richtungen durcheinander unter gleichmäſzig groſzen Zwischenräumen vor sich. Es fehlt der Gelatine die bestimmte Anordnung der Fibrillen zu Fibrillenkomplexen und dieser wiederum zu Fasern und Fasersträngen wie bei den Bindegewebsfasern. „Das Urelement, die Fibrille, ist aber in der Gelatine in derselben Form vorhanden wie in der Hautfaser."

Nach solchen Beobachtungen wird man annehmen dürfen, daſz das Spiel der micellaren Kräfte im Organismus durch mancherlei Einwirkungen modifiziert werden kann. Oft mögen also die Bedingungen bei der Fibrillenentstehung derart sein, daſz die eigenen Anziehungskräfte der Micelle die Strukturgebung herbeiführen; in anderen Fällen aber treten äuſzere Kräfte als unterstützendes oder ausschlaggebendes Moment für die Ausrichtung der Micelle hinzu.[2])

2. DOPPELBRECHUNG DER FIBRILLEN

Der Kristallisations- und der Spannungshypothese der Fibrillenentstehung ist gleicherweise die Vorstellung eigen, daſz die Fibrillen aus gesetzmäſzig ausgerichteten Ultramikronen aufgebaut sind und zwar konnte in verschiedenen Fällen unmittelbar beobachtet werden, daſz die Micelle stäbchenförmig und mit ihrer Länge der Faserachse parallel geordnet sind.

1) Untersuchungen über die Mikro- und Ultrastruktur der Haut- und Lederfaser, Collegium 1916, Nr. 549—557; mir war nur das Referat über diese Abhandlung bei R. Lauffmann, Die Fortschritte in der Gerbereichemie im Jahre 1916, Kolloidzeitschr. Bd. 24 (1919), S. 69 zugänglich. 2) Weitere Angaben über Entstehung fibrillärer Bildungen s. S. 329, 380 und 384.

Ein solches System aus stäbchenförmigen Teilen kann gemäſz den Ausführungen in der Einleitung (s. S. 5) aus zwei Gründen Doppelbrechung besitzen. Entweder sind die Micelle ultramikroskopische Kristalle, deren Anisotropie durch die Ausrichtung („Verwachsung parallel der bevorzugten Achse") polarisationsmikroskopisch nachweisbar wird. Ein derartiges Verhalten ist gemäſz zahlreichen Tatsachen der Kolloidchemie (s. S. 4 und 6) im allgemeinen als höchst wahrscheinlich zu bezeichnen und neben anderen bereits genannten und noch zu besprechenden Eigentümlichkeiten der Anisotropie neuestens auch für gewisse Fasern (s. S. 200) durch röntgenspektroskopische Untersuchung bestätigt. In solchem Falle ist die Doppelbrechung eine Micellardoppelbrechung und ihr optischer Charakter durch den der einzelnen Micelle bestimmt. Oder aber ein solches System erscheint doppelbrechend infolge seiner räumlichen Anisotropie: gemäſz der Form und Anordnung seiner (auch isotropen) Teilchen bietet es die Bedingungen für Stäbchendoppelbrechung im Sinne von O. Wiener dar (vgl. S. 14).[1] Hierfür spricht die gleich zu erörternde Abhängigkeit der Stärke der Doppelbrechung der Fasern vom Brechungsindex des Imbibitionsmittels.

1) Schon in der Einleitung wurde ausgeführt, daß v. Ebner die Doppelbrechung der organisierten Substanzen nur auf eine (durch Spannungen während des Wachstums erzeugte) in verschiedenen Richtungen verschiedene Lagerung der Teilchen zurückführt, eine Annahme kristallinischer Micelle dagegen ablehnt. Insbesondere hat v. Ebner der Micellartheorie entgegen gehalten, sie könne nicht verständlich machen, warum bei imbibierten Substanzen durch Zug wahre positive Doppelbrechung (opt. Achse = Zugrichtung), durch Druck aber wahre negative Doppelbrechung (opt. Achse = Druckrichtung) entstehe, da doch eine Umkehr des optischen Charakters kristallinischer Micelle nicht denkbar sei (Das Kirschgummi und die kristallinischen Micelle, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl. Bd. 98 (1890), Abt. IIa, S. 1280). Diese Vorgänge haben in der Tat nichts mit Micellardoppelbrechung zu tun, sondern beruhen auf der in beiden Fällen verschiedenen Anordnung der Micelle. Handelt es sich um stäbchenförmige Teilchen, so ordnen sie sich bei Zug mit ihrer Länge parallel zur Zugrichtung und zu einander: es herrscht positive Stäbchendoppelbrechung. Bei Druck dagegen ordnen sich die stäbchenförmigen Teile zwar mit ihrer Länge senkrecht zur Druckachse, aber im übrigen können ihre Längsachsen in den auf der Druckachse senkrechten Ebenen beliebigen Verlauf einhalten. Stellt man sich z. B. die gepreßte Masse als eine Platte vor, die von ihren beiden Seiten her zusammengedrückt wird, so legen sich zwar alle Stäbchen mit ihrer Länge den Plattenflächen parallel; aber im übrigen halten sie verschiedene Verlaufsrichtungen ein. Damit ist aber eine regelmäßige Feinstruktur in Richtung der Plattennormale gegeben, während sie allen dazu senkrechten Richtungen mangelt. Ein solches System verhält sich dann im wesentlichen wie ein Satz feiner parallel geschichteter Lamellen, die mit dünnen Lagen eines Mediums von anderem Brechungsindex abwechseln;

Beide Arten der Doppelbrechung aber wirken zusammen, wenn die Stäbchen selbst anisotrop sind. In diesem Falle wird der sichtbare Erfolg (abgesehen von besonderen Versuchsbedingungen, s. u.) vom Verhältnis der Stärke von Stäbchen- und Micellardoppelbrechung und vom optischen Charakter der letzten abhängen (die Stäbchendoppelbrechung ist stets positiv in bezug auf die Länge der Stäbchen). Sind nämlich die Micelle positiv doppelbrechend (bezogen auf ihre Länge), dann verstärken sich Micellar- und Stäbchendoppelbrechung gegenseitig (so bei Gelatine, s. u.); ist dagegen der optische Charakter der Micelle negativ, dann vermindert die Eigendoppelbrechung der Micelle die Stäbchendoppelbrechung (so beim Chitin, s. u.), ja sie kann bei hinreichender Stärke die Stäbchendoppelbrechung sogar überkompensieren, sodaß die Faser negativ erscheint so beim Kirschgummi (s. S. 12 u. 53). Noch verwickelter werden die Verhältnisse, wenn die Substanz der Stäbchen und ihre Zwischen-

unter solchen Umständen tritt aber stets negativ einachsige Doppelbrechung auf mit Richtung der optischen Achse senkrecht zu den Lamellen (bezw. in der Druckachse): Lamellardoppelbrechung (vgl. O. Wiener, Lamellare Doppelbrechung, Physikal. Zeitschr. Jhg. 5 (1904), S. 332). — Sieht man von den ausrichtenden Ursachen ab, so berührt sich der positive Teil der v. Ebnerschen Anschauung insofern mit der Stäbchendoppelbrechung, als beide nur eine gewisse regelmäßige Anordnung von kleinsten Teilchen voraussetzen, die selbst isotrop sind oder (bei Stäbchendoppelbrechung) wenigstens sein können. Die beiden Auffassungen unterscheiden sich aber dadurch, daß v. Ebners Theorie bei hohen Ansprüchen an die Regelmäßigkeit der Anordnung der Teilchen keine Aussagen über ihre Form macht, während umgekehrt bei der Stäbchendoppelbrechung nur eine einigermaßen gleichmäßige Ausrichtung der Micelle verlangt wird, aber ihre anisodiametrische Gestalt unerläßlich ist. Im übrigen hat v. Ebner selbst nicht an Berührungspunkte seiner Spannungsanisotropie mit Stäbchendoppelbrechung gedacht; denn er lehnte die ehemals und hauptsächlich von Ch. Rouget und Hofmeister vertretene „Depolarisationshypothese" entschieden ab. Diese Forscher nahmen an, daß die organisierten Substanzen, z. B. die pflanzlichen Zellmembranen, deshalb doppelbrechend seien, weil an den Grenzen ihrer Schichten und Streifen Spiegelung einträte, und dadurch ähnlich wie in einem Satz geschichteter Glasplatten Bedingungen für die Depolarisation des dunklen Sehfeldes gegeben wären. v. Ebner hielt der Depolarisationshypothese vor allem entgegen, daß die organisierten Substanzen im allgemeinen beim Aufhellen, was Reflexion, Brechung und Beugung vermindert, die Doppelbrechungserscheinungen am schönsten darböten. Dieser Einwand war unberechtigt; denn, wie Ambronns und Möhrings Untersuchungen zeigten, lassen in fast allen Fällen die organisierten Substanzen tatsächlich eine charakteristische Abhängigkeit der Doppelbrechungserscheinungen vom Imbibitionsmittel erkennen. (Der weitere Einwand, daß bei Depolarisation die Interferenzfarbe — im Gegensatz zum Verhalten organisierter Substanzen — von der Dicke des Objektes unabhängig sei, trifft wohl für Depolarisation, nicht aber für Stäbchendoppelbrechung zu.)

masse anisotrop sind; ein Beispiel für einen derartigen Fall ist bisher im Tierreich nicht bekannt. [1])

Ambronns Forschungen über die Doppelbrechungserscheinungen kolloidaler Substanzen, insb. von Zelloidin, Zellulose und Gelatine (s. S. 15, Anmerkung 1) haben den Weg gezeigt, das Zusammenwirken von Stäbchen- und Micellardoppelbrechung zu analysieren. Wie in der Einleitung (s. S. 14) ausgeführt wurde, kann man die Stäbchendoppelbrechung dadurch aufheben, daſz man die — zunächst als isotrop angenommenen — Stäbchen bezw. Micelle in ein Medium von gleichem Brechungsindex einbettet. Diese Bedingung läſzt sich vollkommen nur für einfarbiges Licht erfüllen. Denn der Brechungsindex der Stäbchen und ebenso des Einbettungsmittels besitzt für die verschiedenen (im weiſzen Licht enthaltenen) Farben verschiedene Werte. Da aber die Änderung dieser Werte (die „Dispersion") in Stäbchen und Einbettungsmittel im allgemeinen nicht parallel geht, so wird sich gewöhnlich die Doppelbrechung nur für eine bestimmte Farbe, sagen wir etwa grün, beseitigen lassen, für die im angenommenen Falle der Brechungsindex von Stäbchen und Einbettungsflüssigkeit übereinstimmt, während für die anderen Farben, z. B. rot und blau, allerdings geringe Unterschiede der Brechungsindices und damit schwache Doppelbrechung bestehen bleibt. Diese noch bestehende Doppelbrechung wird als Stäbchendoppelbrechung ihren positiven Charakter beibehalten, sowohl im roten wie im blauen Licht. Nimmt man unter solchen Umständen die Untersuchung im weiſzen Licht vor, so treten anstelle des lichtschwachen Grau und Graublau in der I. Ordnung lebhafte Farben, anomale Interferenzfarben, auf, weil infolge der für grün eingetretenen Isotropie diese Farbe des weiſzen Lichtes an der Entstehung der Interferenzfarben nicht mitbeteiligt ist. Doch sind diese Erscheinungen bei einigermaſzen gleichmäſziger Dispersion von Stäbchen und Einbettungsflüssigkeit wenig auffallend. Im wesentlichen ist also der Verlauf der Erscheinungen bei reiner Stäbchendoppelbrechung so, daſz mit steigendem Brechungsindex des Imbibitionsmittels die Doppelbrechung sinkt, bei einem gewissen Punkte ein der Isotropie sehr nahe liegendes Minimum erreicht, bei weiterer Steigerung des Brechungsindex des Durchtränkungsmittels aber wieder zunimmt (vgl. S. 14); der Charakter der Anisotropie bleibt im Verlauf dieser Änderungen stets positiv.

1) Ambronn führt zwar die markhaltigen Nerven als Beispiel hierfür an, deren Scheiden in frischem Zustand negativ in bezug auf ihre Länge sind, die nach Behandlung mit lipoidlösenden Mitteln aber positiv erscheinen; der positive Charakter der Nerven ist aber wesentlich auf die von der Scheide umhüllten Neurofibrillen zurückzuführen; höchstens die Nerven, bei denen das Mark zwischen die Neurofibrillen (aber anscheinend nicht intrafibrillär) eingelagert ist, könnte man einigermaßen zum Vergleich heranziehen.

Für anisotrope[1]) Stäbchen dagegen gibt die gleiche Versuchsanstellung andere Ergebnisse; denn wenn die Stäbchendoppelbrechung durch ein geeignetes Imbibitionsmittel beseitigt ist, tritt die Eigendoppelbrechung der Stäbchen zutage. Sind die Stäbchen von positivem Charakter, dann wird auch nach Aufheben der Stäbchendoppelbrechung eine positive (Eigen-)Doppelbrechung bestehen bleiben, die natürlich schwächer ist als die ursprüngliche, aus dem Zusammenwirken von Stäbchen- und Eigendoppelbrechung resultierende; d. h. die Doppelbrechung wird beim Versuch sinken, aber selbst in einfarbigem Licht immer einen positiven Wert behalten. Es treten auch keine anomalen Interferenzfarben auf, weil die Doppelbrechung für keine Farbe aufgehoben wird.

Sind die Stäbchen negativ doppelbrechend, dann muß nach Beseitigung der Stäbchendoppelbrechung eine negative Eigendoppelbrechung zurückbleiben. Da aber bei negativem Charakter der Stäbchen das Vorzeichen von Stäbchen- und Micellardoppelbrechung entgegengesetzt ist, so ergeben sich daraus noch besondere Erscheinungen. Erhöht man nämlich schrittweise den Brechungsindex des Imbibitionsmittels und bewirkt so eine allmähliche Verminderung der Stäbchendoppelbrechung,[2]) so wird ein Moment eintreten, in dem für eine bestimmte Farbe positive Stäbchen- und negative Eigendoppelbrechung sich gerade aufheben, also für diese Farbe Isotropie herrscht. Diese Kompensation tritt zuerst für das am stärksten brechbare Licht, das violette Ende des Spektrums, ein, und dann für blau, grün, gelb, orange, rot, deren Brechbarkeit in dieser Reihe ständig sinkt. Während so für eine Farbe nach der anderen Isotropie eintritt, müssen aus dem oben erwähnten Grunde bei Untersuchung in weißem Licht entsprechend sich ändernde anomale Interferenzfarben erscheinen. Nehmen wir nun an, daß für eine mittlere Farbe, etwa grün, Isotropie bestände; dann ist die Verminderung der Stäbchendoppelbrechung schon so weit geschritten, daß sie für blau die negative Eigendoppelbrechung nicht mehr zu kompensieren vermag; d. h. für blau besteht negative Doppelbrechung, zugleich aber für grün Isotropie, und für gelb, orange, rot noch positive Doppelbrechung. In dem Maße, wie die Stäbchendoppelbrechung fortschreitend sinkt, wird das System der Reihe nach für gelb, orange, rot isotrop und dann negativ doppelbrechend, d. h. es tritt schließlich für alle

1) Neuestens hat A. Möhring, Zeitschr. f. Wissenschaft und Industrie I. Jahrg. 1922, S. 61 rechnerisch dargelegt, daß die qualitative und quantitative Beeinflussung der Stäbchendoppelbrechung durch die Anisotropie der Stäbchen bei organisierten Objekten vernachlässigt werden kann. Man berücksichtigt statt der beiden Brechungsindices der anisotropen Stäbchen einen mittleren.
2) Es wird hier vorausgesetzt, [illegible] Beginn des Versuches die Stäbchendoppelbrechung stärker als die Eigendoppelbrechung ist, wie es bei den tierischen Fasern mit negativer Micellardoppelbrechung im natürlichen Zustand wohl stets der Fall ist.

Farben eine Umkehr des Charakters der Doppelbrechung ein: die negative Eigendoppelbrechung der Micelle tritt hervor.

Steigert man nun den Brechungsindex des Imbibitionsmittels noch weiter, so macht sich wiederum positive Stäbchendoppelbrechung geltend, welche der negativen Micellardoppelbrechung entgegen wirkt; d. h. die negative Doppelbrechung sinkt zunächst und geht dann für blau, grün, rot der Reihe nach in Isotropie und schließlich in positive Doppelbrechung über: d. h. der optische Charakter kehrt sich noch einmal um. Im einzelnen vollzieht sich das unter ganz ähnlichen Erscheinungen wie vorher.

Es läßt sich also bei Untersuchung im weißen Licht das Bestehen negativer Eigendoppelbrechung neben positiver Stäbchendoppelbrechung daraus entnehmen, daß bei fortschreitender Steigerung des Brechungsindex des Imbibitionsmittels zunächst der positive optische Charakter in negativen, dann wieder in positiven übergeht, wobei anomale Interferenzfarben auftreten. Häufig kann man mangels geeigneter Flüssigkeiten von entsprechend hohem Brechungsindex nur die erstmalige Umkehr des optischen Charakters beobachten.

Mittels des geschilderten Untersuchungsverfahrens stellte H. Ambronn fest, daß die Doppelbrechung von Zelloidinstreifen, deren Micelle durch Dehnen ausgerichtet wurden, auf einem Zusammenwirken von positiver Stäbchendoppelbrechung mit negativer Micellardoppelbrechung beruht, während der (daraus durch längere Behandlung mit Ammoniumsulfid gewonnenen) Zellulose (ähnlich wie der Gelatine s. u.) eine positive Micellardoppelbrechung zukommt. Obwohl es nun bei der Herkunft dieser Stoffe nahe liegt, die gleichen Ursachen der Doppelbrechung bei den organisierten Substanzen zu vermuten, so könnte man immerhin einwenden, daß die genannten Stoffe in der Beschaffenheit, wie sie untersucht wurden, bereits eine technische Bearbeitung mit mehr oder minder tief greifender Veränderung erfahren haben. Nun läßt sich aber auch für organisierte Substanzen im Zustand ihres natürlichen Vorkommens die gleiche Abhängigkeit der Doppelbrechungserscheinungen vom Brechungsindex des Imbibitionsmittels dartun.

Untersuchungen der allerletzten Zeit, die A. Möhring unter Leitung von H. Ambronn in Jena anstellte, haben zunächst für gewisse Kutikularbildungen den Nachweis erbracht, daß in der Tat neben einer auf der Anordnung der Micelle beruhenden Stäbchendoppelbrechung eine Eigendoppelbrechung der Micelle vorhanden ist. Herr Dr. A. Möhring hat mir aus seinen Ergebnissen folgende Beobachtungen an dieser

Stelle zu veröffentlichen gestattet, wofür ich ihm auch hier aufrichtig danke.

A. Möhring [1]) fand, daſz bei Querschnitten durch die entkalkte „Innenlage" (Bütschlis) des Hummerpanzers (Dicke zwischen 100 und 200 μ), Stärke und Charakter der Doppelbrechung eine Funktion des Brechungsexponenten der Imbibitionsflüssigkeit ist. Brieflichen Mitteilungen des Herrn Dr. Möhring entnehme ich folgendes:

Das Verhalten des Objektes ist qualitativ genau dasselbe wie bei den von H. Ambronn untersuchten gedehnten Zelloidinstreifen, indem die Doppelbrechung auch hier aus einer negativen Eigendoppelbrechung und einer positiven Stäbchendoppelbrechung zusammengesetzt ist.[2]) Mit steigendem Brechungsindex der durchtränkenden Flüssigkeit (n) nimmt die Stärke der positiven (Stäbchen-) Doppelbrechung ab. In der Gegend von n = 1,54 verschwindet sie für die einzelnen Farben des Tageslichtes nacheinander (Reihenfolge blau .. gelb .. rot) und kehrt dann ihren Charakter um, d. h. die negative Eigendoppelbrechung der Micelle tritt zutage. Nachdem die negative Doppelbrechung bei n = 1,6 gröſzte Stärke erreicht hat, sinkt sie wieder und kehrt bei n = 1,7 zu positiver Doppelbrechung zurück; es ist nämlich die Differenz der Brechungsexponenten von Kutikula und Imbibitionsflüssigkeit wiederum so beträchtlich, daſz erneut positive Stäbchendoppelbrechung wirksam wird. Allerdings zeigen nicht alle Flüssigkeiten den beschriebenen Effekt in der angegebenen Stärke. Ausnahmen gibt es besonders unter hochbrechenden Flüssigkeiten (n > 1,6); diese führt Möhring darauf zurück, daſz solche Flüssigkeiten nur schwer und unvollkommen in die intermicellaren Räume der Objekte eindringen.

Möhring schlieſzt aus seinen Beobachtungen, daſz der beschriebene Effekt nicht etwa auf innere Spannungen (Quellung und dergl., vgl. S. 283) zurückzuführen ist, die vielleicht durch das Eindringen oder den Wechsel der Imbibitionsflüssigkeit sich ändern könnten, auch nicht auf chemische Beeinflussung des Objektes (vermögen solche Annahmen doch nicht das Erscheinen anomaler Interferenzfarben zu erklären) sondern vielmehr auf eine ultramikroskopische räumlich anisotrope Feinstruktur des Objektes,

1) Jenaer philosophische Dissertation 1922: Beiträge zur Frage nach dem Wesen der Doppelbrechung der organisierten Substanz, soeben erschienen in Zeitschr. f. Wissenschaft und Industrie 1. Jahrg. 1922 (S. 51, 68, 90). 2) Der Charakter der Doppelbrechung ist in der folgenden Auseinandersetzung immer auf die am Querschnitt wahrnehmbare Horizontalschichtung des Panzers bezogen.

bei der die Strukturelemente sich wie schwach negativ einachsige Kristalle verhalten. „Die Nägelische Hypothese von der kristallinischen Micelle würde also die Verhältnisse am befriedigendsten erklären" (Möhring).

Um sich das geschilderte Verhalten in möglichst großer Ausdehnung vorzuführen,[1]) empfiehlt Möhring, Querschnitte des entkalkten Hummerpanzers aus Wasser auf dem Objektträger in konzentrierte Kaliumquecksilberjodidlösung von n = 1,71 (sog. Thouletsche Lösung der Mineralogen) unter Deckglas zu bringen und dann die Vorgänge in der umgekehrten Richtung, wie eben beschrieben, zu verfolgen. Die Doppelbrechung ist nach der Imbibition äußerst gering und als Interferenzfarbe erscheint ein lichtschwaches Blau. Untersuchung in monochromatischem Licht lehrt, daß für Blau schwach positive Doppelbrechung, für die anderen Farben aber fast Isotropie besteht; wir befinden uns jetzt in dem Gebiet (bei 1,7 s. oben), in welchem die negative Micellardoppelbrechung bereits wieder in positive Stäbchendoppelbrechung übergeht. Setzt man nun tropfenweise am Rande des Deckglases Wasser zu, so tritt zunächst negative Doppelbrechung ein, erreicht ein Maximum, nimmt wieder an Stärke bis zur Isotropie ab und geht dann in positive Doppelbrechung über.

Auch die Doppelbrechung anderer organisierter Substanzen beruht auf einem Zusammenwirken von Stäbchen- und Micellardoppelbrechung, wie sich mittels des geschilderten Imbibitionsverfahrens dartun läßt. So konnte ich die vorstehenden Beobachtungen Möhrings zunächst für den Panzer des großen Taschenkrebses *(Cancer)* sowie an Chitinteilen von Käfern und der Radula gewisser Schnecken bestätigen, so daß es sich also ohne jeden Zweifel um eine dem Chitin ganz allgemein zukommende Reaktion handelt. Der Krebspanzer ist deshalb ein besonders günstiges Objekt, weil er feinfibrillär ist, auch infolge der Entkalkung offenbar von feinsten Lücken durchsetzt sein muß, was alles das Eindringen der Imbibitionsflüssigkeit erleichtert. Leider sind zahlreiche organisierte Substanzen gegen chemische Reagentien sehr empfindlich, so daß es nicht ganz leicht sein wird, geeignete Flüssigkeiten zum Durchtränken ausfindig zu machen. Aber auch bei anderen tierischen Fasern insbesondere kollagenen und elastischen Fasern habe ich die Umkehr des Charakters der Doppelbrechung verbunden mit dem Auftreten anomaler Interferenzfarben beobachtet, worüber später im einzelnen zu berichten ist.

1) Um das Sinken der Doppelbrechung bis zur Isotropie bezw. die erstmalige Umkehr des optischen Charakters zu verfolgen, reichen Xylol und ähnliche zum „Aufhellen" in der mikroskopischen Technik gebrauchte Stoffe aus.

Die Tatsache, daſz alle bisher bekannten tierischen Fibrillen (unter den Bedingungen ihres natürlichen Vorkommens untersucht) positiven optischen Charakter zeigen, hatte v. Ebner s. Zt. auf ihre Entstehung durch Zugspannung zurückgeführt, die positive Doppelbrechung bedingt. Heute wissen wir, daſz bei der Anisotropie tierischer Fibrillen Micellar- und Stäbchendoppelbrechung zusammenwirken. Im allgemeinen wird man annehmen dürfen, daſz die Stäbchendoppelbrechung (wie beim Chitin) den Hauptanteil an der Doppelbrechung hat. Jedenfalls erscheint das Vorkommen negativer Micellardoppelbrechung in solcher Stärke, daſz sie unter den natürlichen Bedingungen die positive Stäbchendoppelbrechung überkompensierte, ausgeschlossen; denn alsdann müſzte ja der optische Charakter der Fibrillen negativ sein. Daſz positive Micellardoppelbrechung unter Umständen einen erheblichen Anteil der Gesamtanisotropie ausmacht, läſzt sich nicht ohne weiteres verneinen, sondern muſz im einzelnen Falle mit der Ambronnschen Methode analysiert werden. Fasern, deren Doppelbrechung sich vom Imbibitionsmittel (fast) unabhängig erweist, wie z. B. Seide- und Tunicinfasern, sind von vorn herein einer erheblicheren positiven Micellardoppelbrechung verdächtig, wenn auch nicht zu vergessen ist, daſz die Imbibition manchmal auf sehr groſze Schwierigkeiten stöſzt.

Als Beispiel einer aus dem Tierkörper stammenden Substanz, die positive Micellardoppelbrechung darbietet, ist die Gelatine zu nennen.[1]) Lufttrockene Gelatine besitzt einen Brechungsexponent, der für die D-Linie fast mit dem des Benzylalkohols übereinstimmt. Imbibition mit dieser Flüssigkeit müſzte also etwa vorhandene Stäbchendoppelbrechung ausschalten. Dehnt man einen in etwa 80 $^0/_0$ igem Alkohol mäſzig gequollenen Gelatinestreifen, so werden seine Micelle ausgerichtet und er nimmt, wie früher auseinandergesetzt (s. S. 53), ziemlich starke und in bezug auf die Dehnungsrichtung positive Doppelbrechung an. Setzt man dann nach und nach Benzylalkohol zu und steigert damit den Brechungsexponenten der durchtränkenden Flüssigkeit immer mehr, so sinken die Interferenzfarben ständig, und bei Imbibition mit reinem Benzylalkohol und geringem Zusatz von Monobromnaphtalin wird die Doppelbrechung ganz schwach (mattes Grau I. O.). Ihr Charakter bleibt aber positiv und es treten keine lebhaften Farbtöne auf, die darauf schlieſzen lieſzen, daſz für eine Farbe Isotropie bestände. Der Brechungsindex der Gelatine und des Imbibitionsmittels sind jetzt gleich; die Stäbchendoppelbrechung ist verschwunden; die noch bestehende schwache positive Doppelbre-

1) H. Ambronn, Über Stäbchendoppelbrechung im Zelloidin und in der Gelatine, Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 32 (1915), S. 43.

chung ist also die Eigendoppelbrechung der ausgerichteten Micelle. Steigert man nun den Brechungsexponenten des Durchtränkungsmittels durch weiteren Zusatz von Monobromnaphtalin noch mehr, so stellt sich gemäß dem sich vergrößernden Unterschied zwischen den Brechungsindices von Gelatine und dem (nunmehr stärker brechenden) Imbibitionsmittel wieder positive Stäbchendoppelbrechung ein; bei Verwendung von reinem Monobromnaphtalin steigt die Interferenzfarbe bis auf Weiß I. O. Demnach ist die Doppelbrechung der Gelatine zusammengesetzt aus einer (wie stets) positiven Stäbchendoppelbrechung und einer schwächeren, ebenfalls positiven Micellardoppelbrechung.[1])

Wie weit unter die im vorstehenden beschriebenen Erscheinungen die Umkehr des Charakters der Doppelbrechung fällt, die nach v. Ebners[2]) Entdeckung gewisse organisierte Substanzen und zwar Kollagen, Elastin, Spongin, Chitin erfahren, wenn man sie mit Phenolen (besonders einwertigen), aber auch reinem Amidobenzol (Anilinöl) durchtränkt (s. S. 279), läßt sich zur Zeit noch nicht mit voller Sicherheit überschauen. Nach v. Ebner soll allerdings diese Erscheinung unabhängig vom Brechungsindex der betreffenden Flüssigkeit sein, „da ja die schwach lichtbrechende wässerige Phenol- oder Trinitrophenollösung ebenso wirkt wie das stark lichtbrechende Nelkenöl oder Zimmtöl" (v. Ebner). Möhring beobachtete aber auch bei Chitin unter der Einwirkung von Phenolen anomale Interferenzfarben, so daß also mindestens Stäbchendoppelbrechung und Phenolreaktion bei der genannten Substanz zugleich zur Geltung kommen. Dasselbe kann ich auch für kollagene Fasern bestätigen. Nur Zimmtöl ergab Möhring eine über den Rahmen der gewöhnlichen Erscheinungen bei Stäbchendoppelbrechung hinausgehende starke negative Doppelbrechung. Es wird Aufgabe künftiger Untersuchungen sein müssen, diese beiderlei Phänomene genau gegeneinander abzugrenzen. Jedenfalls aber dürften gewisse Bemerkungen v. Ebners über Erniedrigung der Doppelbrechung durch Körper außerhalb der Phenolreihe — soweit keine Quellungserscheinungen eintreten — wie z. B. durch

1) Obwohl man nun nach Möllers Beobachtungen (s. S. 203) annehmen sollte, daß die Micelle in einer Leimlösung und einer kollagenen Faser identisch wären, zeigen die leimgebenden Fasern doch mit gewissen Imbibitionsmitteln Umkehr des Charakters der Doppelbrechung unter Auftreten anomaler Interferenzfarben, woraus Anwesenheit negativ doppelbrechender Micelle folgt.
2) Über eine optische Reaktion der Bindesubstanzen auf Phenole, Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. 103 (1894), III. Abtl., S. 162; Weitere Versuche über die Umkehr der Doppelbrechung leimgebender Gewebe durch Reagentien, ebendort Bd. 105 (1896), S. 15.

Glyzerin — die Beobachtung eines Teiles der durch Möhring erkannten Phänomene darstellen. —

Man hat bisher die tierischen Fibrillen stets als positiv einachsig angesprochen — mit Richtung der optischen Achse in der Faserachse — eine Auffassung, die sich darauf gründet, daß quergetroffene Fibrillen orthoskopisch unter allen Azimuten dunkel bleiben. Versucht man aber, was bis jetzt anscheinend nicht oft geschehen ist, diese Deutung konoskopisch zu bestätigen, so begegnet man statt der zu erwartenden einachsigen — häufig zweiachsigen Interferenzbildern: es erscheint ein dunkles, beim Drehen des Objekttisches sich öffnendes Kreuz, manchmal mit isochromatischen Ringen. Und zwar beobachtet man auf dem Querschnitt der Fasern stets ein Bild mit kleinem Achsenwinkel und von positivem Charakter, in der Längsansicht der Fasern dagegen ein Bild mit sehr großem Achsenwinkel und von negativem Charakter; es entspricht also die Faserachse (als Halbierende des spitzen Achsenwinkels, vgl. S. 41) der I. Mittellinie, und die Achsenebene geht somit längs durch die Faser. Demnach müssen die tierischen Fibrillen (in den noch zu nennenden Fällen) streng genommen als positiv zweiachsig betrachtet werden. Daß sie, quer durchschnitten, orthoskopisch unter allen Azimuten dunkel bleiben, erklärt sich aus der sehr geringen Doppelbrechung, die gemäß dem kleinen Achsenwinkel auf Schnitten senkrecht zur I. Mittellinie besteht. Das bisher geübte Verfahren, aus dem Dunkelbleiben in gewisser Richtung durchschnittener Fasern im Orthoskop zu schließen, daß sie quer zur Faserachse getroffen seien, bleibt also auch weiterhin praktisch brauchbar.

Die Zweiachsigkeit der Fibrillen möge hier mit einigen Beispielen aus den Kutikularbildungen belegt werden. Doch sei schon an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß auch andere tierische Fasern zweiachsig sind, so die Seidefasern (Panebianco, vgl. S. 268), die kollagenen Fasern (Fischschuppen, Valentin, vgl. S. 311) und schließlich das fibrillär gebaute Horn (Valentin, Panebianco, vgl. S. 342). Auch darin stimmen die letztgenannten mit den kutikularen Fibrillen überein, daß Faserachse und I. Mittellinie zusammen fallen und der spitze Achsenwinkel klein ist, d. h. die optischen Verhältnisse nur wenig von denen einer einachsigen Faser abweichen.

Zuerst begegnete ich den zweiachsigen Bildern in den (zylindrischen) Skelettachsen der Antipatharier und Gorgoniden. Querschliffe durch die Achse von *Cirripathes anguina* zeigten sehr deutliche, von schönen isochromatischen Kurven umgebene positive Interferenzbilder mit kleinem Achsenwinkel, Längsschliffe

dagegen negativ zweiachsige Bilder von so großem Achsenwinkel, daß nicht einmal mehr bei einer Immersion von der numerischen Apertur 1,30 die Hyperbelscheitel in Diagonalstellung im Sehfeld des Konoskops verblieben. Ähnliche Verhältnisse kehrten bei *Antipathes myriophylla*, bei *Plexaura antipathes* und bei *Gorgonia aurantiaca* wieder, und zwar verlief in diesen Fällen, ebenso wie im erstgenannten die Achsenebene auf dem Querschnitt der Skelettachse radial. Da diese Skelettachsen mehr oder minder deutlich konzentrische Schichtung zeigen (gut vor allem bei *Plexaura)*, kann man auch sagen, daß die Achsenebene auf den Schichtlamellen senkrecht steht und die I. Mittellinie der Skelettachse parallel geht.

Die bisher genannten Skelettsubstanzen sind nur sehr undeutlich faserig differenziert (ein solches Verhalten ist weniger aus ihrem Strukturbild als den Erscheinungen beim Zerbrechen der Achsen zu entnehmen); daher sah ich mich weiter nach Objekten von ausgesprochenen faserigem Bau um. Dieselben besitzen nun meist sehr viel schwächere Doppelbrechung als etwa die Achse von *Cirripathes*, bei der dünne Längsschliffe schon Farben höherer Ordnung zeigen; demnach müßte man sie in Schichten von größerer Dicke untersuchen, um entsprechende Wirkungen zu bekommen; solche Schichten sind aber zu wenig lichtdurchlässig, um genügend helle Interferenzbilder zu geben. Damit wird es verständlich, daß bei den im folgenden genannten Objekten isochromatische Kurven nicht wahrnehmbar waren, sondern nur das dunkle in Diagonalstellung sich öffnende Kreuz. Bei Untersuchung in Richtung der II. Mittellinie (großer Achsenwinkel) muß man die Drehung des Objekttisches sehr langsam vornehmen, um das Auseinanderweichen der Hyperbeläste, die sehr bald aus dem Sehfeld heraustreten, verfolgen zu können. Immerhin waren die Bilder so deutlich, daß ich sie unter Benutzung der Bertrandlinse beobachtet habe. Ferner ist zu beachten, daß es nur wenige Objekte gibt, bei denen der Faserverlauf einfach ist, bei regellos sich durchkreuzenden Fasern aber natürlich Störungen der von den einzelnen erzeugten Achsenbildern auftreten müssen, welche die Beobachtung der an sich schon etwas lichtschwachen Erscheinungen ganz vereiteln.

Von ausgesprochen faserigen Kutikularbildungen, die zweiachsige Interferenzbilder im Konoskop ergaben, nenne ich zunächst die Chitinsehnen: Querschnitte durch eine abgeplattete, längsfaserige Sehne aus dem Bein vom Bärenkrebs *(Scyllarus)* gaben positiv zweiachsige Bilder mit kleinem Achsenwinkel mit senkrecht zur Fläche der Sehne gestellter Achsenebene, und Längsansichten der Sehne (von der Fläche) negativ zweiachsige Interferenzbilder mit sehr großem Achsenwinkel. Am Chitinpanzer von

Käfern, an dem sich die Fibrillen in den übereinanderfolgenden Lagen vielfach und unter verschiedenen Winkeln überschneiden, konnte ich im allgemeinen keine Achsenbilder wahrnehmen; nur die Flügeldecke eines tropischen Elateriden, in der die Fasern vorherrschend nach der Länge verlaufen, ließ in Flächenansicht negativ zweiachsige Bilder mit großem Achsenwinkel im Konoskop erkennen, wobei die Achsenebene parallel der Länge des Flügels geht. Auch der Mantel von *Cynthia*, einer Seescheide, in dem die Tunicinfibrillen zwar einen sehr verwickelten, aber doch überwiegend zur Fläche parallelen Verlauf einhalten, gab in Flächenansicht negativ zweiachsige Interferenzbilder mit großem, auf Durchschnitten positiv zweiachsige Bilder mit kleinem Achsenwinkel und mit quer zur Schnittdicke gestellter Achsenebene.

Man wird also mit der Tatsache rechnen müssen, daß — streng genommen — zahlreiche fibrilläre Bildungen positiv zweiachsig sind, wobei soweit bisher bekannt, die I. Mittellinie der Faserachse parallel geht und bei flächenhaft ausgebildeten Objekten die Achsenebene senkrecht zur Fläche steht.

Was das Wesen dieser Zweiachsigkeit betrifft, so wäre denkbar, daß sie durch eine bestimmte Anordnung einachsiger[1]) Fibrillen hervorgerufen wird. Obwohl ich einzelne Fasern bei ihrer geringen Dimension im allgemeinen nicht konoskopisch prüfen konnte, aber die Zweiachsigkeit auch bei paralleler Faseranordnung (wie sie etwa in Chitin- und kollagenen Sehnen vorliegt) zu beobachten war, hier aber doch nur eine Summation der Wirkung der einzelnen Fasern in gleichem Sinne zustande kommen kann, so muß die Zweiachsigkeit in vielen Fällen bereits als Eigenschaft der einzelnen Faser gelten.

Da die Zweiachsigkeit — unter Umkehr des optischen Charakters — auch bestehen bleibt, wenn nach Beseitigung der Stäbchendoppelbrechung (s. S. 207) die Micellardoppelbrechung allein wirksam ist, so gehört sie ebenso gut der einen wie der anderen Form der Doppelbrechung an. Wahrscheinlich wird es sich um Störungen in der — theoretisch — zur Faserachse parallelen Ausrichtung der Micelle handeln, vielleicht derart, daß die Micelle sich in zwei Scharen unter sehr spitzem Winkel zur Faserachse durchkreuzen. Eine solche Anordnung würde natürlich auch die Micellardoppelbrechung beeinflussen müssen.

1) Liegen ebene Blätter eines einachsigen Körpers mit ungleichen Richtungen übereinander, so kann er zweiachsige Bilder geben. Enthalten einachsige Massen, wie z. B. Beryll Blätterungen oder andere Unregelmäßigkeiten des Gefüges, so bedarf es nur kleiner Verrückungen unter dem Nörrenbergschen Polarisationsmikroskope, um zweiachsige Bilder statt einachsige wahrzunehmen. (G. Valentin, Die physikalische Untersuchung der Gewebe, Leipzig und Heidelberg 1867).

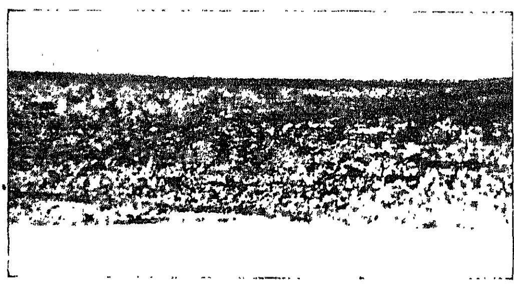
Von Natur gefärbte tierische Fasern u. s. w. können, wie Ambronn[1]) für die hellbräunlichen langen Borsten am Schalenrand von *Lingula* angibt, Pleochroismus zeigen, die, über dem Polarisator allein untersucht, mit der Längsachse senkrecht zu seiner Schwingungsrichtung bedeutend heller erscheinen als bei Parallelität dazu. Nach freundlicher brieflicher Mitteilung von Herrn Prof. Dr. Ambronn ist viel deutlicherer Pleochroismus an den rot und braun gefärbten Borsten auf Krebspanzern zu beobachten.

Prachtvollen Pleochroismus kann man aber tierischen Fasern z. B. Chitinsehnen von Insekten (etwa Käfern, Bienen) durch künstliche Färbung verleihen. Hierfür kommt nach Ambronn (auch beim Tunikatenmantel, nach Mitteilung von Möhring ebenfalls für den Hummerpanzer) zunächst Chlorzinkjodlösung (in der bei den Botanikern üblichen Zusammensetzung) in Frage. Vor allem mit Kalilauge vorbehandelte Chitinteile nehmen fast augenblicklich Jod an und erscheinen fast farblos, wenn die Faserungsrichtung senkrecht zur Schwingungsrichtung des Polarisators geht, tief braunschwarz, wenn sie ihr parallel verläuft. Solche Präparate lassen sich nicht in Balsam einschließen; dafür eignet sich aber Färbung mit Kongorot und Methylenblau (vgl. auch S. 20).

Weitaus die schönsten Ergebnisse von künstlichen Pleochroismus erhält man aber nach Ambronn durch Imprägnierung von tierischen Fasern z. B. Chitinsehnen mit Gold- und Silbersalzen.[2]) Man trägt die Objekte in 1 %ige wässerige oder alkoholische Goldchloridlösung ein, läßt sie 2 Tage im Dunkeln darin liegen, wäscht sie in destilliertem Wasser aus, setzt sie dann trocken für einige Tage dem Licht aus und schließt sie nach Entwässerung in Balsam ein. Solche Präparate zeigen kräftige Färbungen und selbst an den feinsten Fasern sehr starken Pleochroismus: sie erscheinen lebhaft rot, wenn ihre Länge senkrecht zur Schwingungsrichtung im Polarisator geht, parallel dazu aber tief blau oder grün. Es ist nötig, daß die Objekte längere Zeit in Goldchlorid verweilen; denn nimmt man sie bereits nach einigen Stunden aus der Goldlösung heraus und behandelt sie dann mit Ameisensäure, so werden sie zwar bald intensiv blau, aber nach

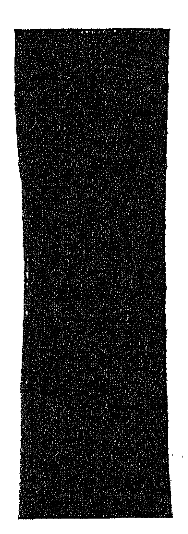
1) Pleochroismus gefärbter anisotroper Substanzen des Tierkörpers, Pflügers Arch. Bd. 54 (1889) S. 301; Pleochroismus gefärbter Zellmembranen, Ber. D. Bot. Ges. Bd. 6 (1888) S. 85; Das optische Verhalten und die Struktur des Kirschgummis, ebendort Bd. 7 (1889), S. 103. 2) Über Pleochroismus pflanzlicher und tierischer Fasern, die mit Silber- und Goldsalzen gefärbt sind, Ber. Ges. Wiss. Leipzig, math. naturw. Kl. Bd. 48 (1896), S. 613.

Ambronn fehlt Pleochroismus. [1]) Ähnlich geht man mit Silbernitrat oder -acetat vor: man bringt die Objekte für einige Zeit in 1—2 $^0/_0$ iger Lösung im Dunkeln unter; dann werden sie herausgenommen und — nach Ambronn — eintrocknen lassen; nach zweitägiger Belichtung haben sie starke Färbung angenommen, werden nun gründlich ausgewaschen und in Balsam übergeführt. Jetzt erscheinen sie, wenn die große Achse der Elastizitätsellipse senkrecht zur Schwingungsrichtung im Polarisator steht, hell gelblich, parallel dazu dunkler, lebhaft blau, grün, rotviolett (Abb. 101 a u. b). [2])



E. Leitz, Wetzlar, phot.

a



b

Abb. 101. Mit Silbernitrat behandelte Sehne eines Käfers (Chalcosoma) über dem Polarisator allein aufgenommen *a*) senkrecht zu dessen Schwingungsrichtung *b*) parallel dazu; Pleochroismus. Vergr. 50 : 1.

1) Allerdings habe ich gelegentlich beobachtet, daß auch so behandelte Objekte nach Einschluß in Balsam Pleochroismus zeigten.

2) Das Austrocknen ist meiner Erfahrung nach nicht unbedingt nötig, sondern man kann auch wie bei der in der Histologie üblichen Silbernitratbehandlung die Objekte aus der Silbersalzlösung in destilliertes Wasser übertragen und so dem Licht aussetzen. — Sehr bemerkenswert ist, daß man nach Ambronn die intensivsten Färbungen erhält, wenn man die lufttrockenen Schnitte oder Fasern mit pulverisiertem Silbernitrat bestreut und so im Lichte liegen läßt; dann bildet sich nach zwei Tagen unter jedem Kristallsplitter ein lebhaft gefärbter Hof, der sich allmählich immer mehr verbreitert. An seiner Peripherie erscheint er zart rosa, weiter nach innen lebhaft blau, grünviolett, wenn die Schwingungsrichtung des Polarisators parallel zur längeren Achse der Elastizitätsellipse in der Faser steht; senkrecht dazu sind die Objekte fast farblos. Geht man ähnlich mit kleinen Kristallen von Goldchlorid vor, so tritt bald eine intensive braune Färbung ein, die keinen bemerkenswerten Pleochroismus zeigt; nur an den Rändern der dabei entstandenen Flecken entstehen stark pleochroitische Farben. — Über weitere Versuche (Umwandlung der roten Kongofärbung durch Behandlung der gefärbten Fasern mit Säuren, Ersatz des Silbers durch Quecksilber, Imprägnierung mit Sulfiden von Gold-, Silber- und anderen Metallen) vgl. bei Ambronn 1919, Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physikal. Kl.

Umkehr des optischen Charakters (durch Beseitigung der Stäbchendoppelbrechung bei negativer Micellardoppelbrechung) bleibt ohne Einflufz auf den Pleochroismus (s. S. 283).

Ambronn erklärt diese Erscheinungen so, dafz der Pleochroismus eine Eigenschaft des färbenden Körpers, also der anisotropen Farbstoff- bezw. Gold- und Silberteilchen ist, die aber nur dann zur Geltung kommen kann, wenn die pleochroitischen Teilchen gleichsinnig orientiert sind, was durch ihr Einlagern in das geordnete Micellargefüge der Faser geschieht. Ähnlich wie auf frischgespaltenen Kristallflächen andere Körper orientiert auskristallisieren, so werden auch von den Micellen richtende Einflüsse auf die Farbteilchen ausgehen und ihre orientierte Ein- oder Auflagerung bewirken.[1] Eine solche Auffassung erweist sich derjenigen, dafz isotrope Teilchen eine regelmäfzige aber nach Richtungen verschiedene Anordnung erfahren — also der Pleochroismus einzig infolge der Stellung der färbenden Teilchen zustande käme — insofern überlegen, als bei der letzten nicht erklärt werden könnte, warum nicht beliebige Farbstoffe Pleochroismus herbeiführen. Nur dann, wenn die Färbungen mit Lösungen von Stoffen ausgeführt werden, die in festem Zustand kristallisiert sind und Pleochroismus besitzen, zeigen auch die damit gefärbten Objekte ähnliche Verschiedenheit der Absorption in verschiedenen Richtungen.[2] So sieht denn Ambronn mit Recht in der Gesamtheit der Erscheinungen auf dem Gebiet des künstlichen Pleochroismus eine Bestätigung der Nägelischen Hypothese von den kristallinischen Micellen: gleich Kristallen kommt ihnen die Fähigkeit zu, auf andere kristallisierende Substanzen richtend einzuwirken.

---

1) Vergl. H. Ambronn, Über die akzidentelle Doppelbrechung im Zelloidin und in der Zellulose, Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-naturw. Kl. 1919. Auch einige faserige oder schuppige Mineralaggregate wie Talk oder Serpentin werden durch Behandeln mit Anilinfarben pleochroitisch, ebenso einige Substanzen wie Strontiumnitrat beim Kristallisieren aus Farblösungen.

2) Auch beim Behandeln mit Metallsalzen tritt nach Ambronn nicht immer Pleochroismus ein; wenn man nämlich die Objekte nach der Silbernitratbehandlung in destilliertem Wasser genügend abspült und dann in Kochsalzlösung bringt, wieder auswäscht und dem Licht aussetzt, so entstehen dunkel blaugraue Färbungen ohne den geringsten Pleochroismus; ein solches Verhalten wäre eigentlich beim Silber zu erwarten, da es im regulären System kristallisiert, also isotrop ist. Demnach muß man für die oben genannten Färbungen mit ausgeprägtem Pleochroismus annehmen, daß Silber (und Gold) in einer besonderen anisotropen Form oder Verbindung vorliegen. In neuerer Zeit ist es Ambronn gelungen (vgl. bei R. Zsigmondy, Zur Erkenntnis der Kolloide, Jena 1919, S. 172, Anmerkung 1), aus Gold- und Silbersalzen unter gewissen, sehr einfachen Bedingungen (Auskristallisieren in dünnster Schicht zwischen zwei Glasplatten) sehr dünne mikroskopische Kristalle oder auch zu Dru[illegible]n [illegible] B[illegible]chen herzustellen, die mit starker Doppelbrechung denselben [illegible] [illegible] zeigen, wie er bei den mit Gold- und Silbersalzen gefärbten Fasern auftritt. Damit gewinnt die Anschauung Ambronns neue Stützen.

ABSCHNITT II

KUTIKULARBILDUNGEN, DIE NUR AUS ORGANISCHER MASSE BESTEHEN

Die Skelette der Steinkorallen und Hydrokorallinen, die so mannigfachen Schalen der Mollusken, die kalkigen Eihüllen usw. erwiesen sich uns dadurch als zusammengehörig, daſz bei ihrer Entstehung vom erzeugenden Epithel organische Substanz und Kalk zugleich abgeschieden werden und dieses Sekret durch die Kristallisationsvorgänge des ausfallenden Kalkes eine Strukturierung erfährt. Ihr Gegenstück liefern Kutikularbildungen, bei denen die organische Substanz Träger der Struktur und Doppelbrechung ist. Auch sie können (so bei Krebsen) verkalken; aber dieser Vorgang ist von dem bisher Behandelten dadurch grundsätzlich verschieden, daſz die fertig strukturierte Bildung nachträglich mit Kalk „imprägniert" wird. Wenn sich auch Übergänge zwischen den beiden hier kurz charakterisierten Gruppen von Kutikularbildungen zeigen und Fälle möglich sind, in denen die Zuweisung zur einen oder anderen Gruppe unsicher sein mag, so erschüttern sie doch nicht die Berechtigung der grundsätzlichen Scheidung.

Kutikularbildungen in der hier ins Auge gefaſzten Beschränkung sind bei Wirbellosen überaus weit verbreitet, sodaſz eine lückenlose Aufzählung ihres Vorkommens hier nicht angeht, sondern aus der Fülle der Fälle einige als Beispiele hervorgehoben seien. Kaum einer Gruppe der Vielzelligen fehlend, sind sie überwiegend Erzeugnisse des Ektoderms und dienen als Schutzhüllen und Auſzenskelette, treten aber auch in den Dienst der Ernährung, Verteidigung und Reizaufnahme.

Bei den Hydrozoen begegnen sie uns — neben den bereits besprochenen kalkigen Skeletten (S. 143) — als Hüllen von hornartiger Konsistenz, welche die Stöckchen stützend umgeben und festigen, bei den Würmern auſzer als bald schwächer, bald stärker und oft recht verwickelt gebaute Körperdecke in Sonderleistungen einzelner Zellen und Zellgruppen (Borsten der Oligo- und Polychaeten, Schlundhaken der letzten), bei Schnecken und Tintenfischen abgesehen von anderen Bildungen (z. B. Auskleidung der Saugnäpfe, Kiefer der Tintenfische, Reibplatten im Magen gewisser Schnecken, Linsen in Schnecken- und Tintenfischaugen) als die äuſzerst charakteristische Reibzunge (Radula). Am bedeutsamsten treten Kutikularbildungen als Auſzenskelett (aus Chitin) im groſzen Heer der Gliederfüſzer (Krebse, Spinnen, Insekten, Tausendfüſzer) hervor, spielen aber auch

eine wichtige Rolle bei der Bekleidung der mannigfach funktionierenden Körperanhänge (Mundwerkzeuge, Stacheln, Legeröhren, Fühler u. dgl. m.), als kutikulare Linsen der von Ektodermeinstülpungen herzuleitenden Augen, als Sinnesborsten, gelegentlich selbst als Panzerung innerer Organe wie im Kaumagen der Krebse und Grillen. Eine mächtige Kutikularbildung stellt schließlich der Mantel der Tunikaten (Salpen, Seescheiden) dar, dessen Eigentümlichkeit der Gehalt an mesodermalen Zellen ist; deren Mitwirkung an der Bildung der Kutikularmasse (Tunicin-Zellulose) erscheint übrigens nicht unmöglich. Auch die Eihüllen der Wirbellosen, soweit sie von der Eizelle selbst geliefert werden, rechnen hierher.[1])

Bei Wirbeltieren sind gut entwickelte Kutikularbildungen selten, wenn man von dem zarten Saum vieler Epithelien absieht, dessen Natur als echte (chemisch vom Plasma verschiedene) Kutikula nicht einmal immer erbracht ist. Eine mächtige Kutikularschicht und zwar eines vielschichtigen Epithels hat von dem Saugnapfe des Knochenfisches *Lepadogaster* F. K. Studnička genau beschrieben.[2]) Bekannter sind die flammenartigen Aufsätze gewisser Zellen in der Haut vom Seepferdchen (*Hippocampus*. Die oft als Kutikularbildungen bewerteten Schmelzprismen der Säuger unterscheiden sich von gewöhnlichen dadurch, daß sie nicht auf der Außen- sondern auf der Innenfläche eines (vielschichtigen) Epithels ihren Ursprung nehmen. Mit gewissem Recht darf man in diesem Zusammenhang den hornartigen Überzug auf der Innenwand des Kaumagens von Vögeln nennen, der aus dem Sekret zahlreicher tubulöser Drüsen hervorgeht, das sich auf der Magenwand ausbreitet und erhärtet.

Die Strukturen der Kutikularbildungen sind zwar im einzelnen sehr mannigfach, lassen aber doch gewisse, häufiger wiederkehrende Züge nicht verkennen, vor allem, wenn man sich an die gewöhnlichen, flächenhaft (als Lamellen) ausgebildeten Kutikulen hält. Zunächst nämlich kann der Anteil der einzelnen sezernierenden Zellen als polygonale, den distalen Zellflächen entsprechende Felderung des gelieferten Produktes dauernd sichtbar bleiben, sodaß eine solche Kutikula in Flächenansicht ein mosaikartiges Bild ergibt. Ferner kann die nach und nach erfolgte Ausbildung einer dickeren Kutikula sich auf dem Querschnitt als Horizontalschichtung äußern

1) Das Chorion der Insekteneier aber steht insofern in Analogie zu den besprochenen kalkigen Eischalen, als wie bei jenen das produzierende Epithel (die Follikelzellen) ein Sekret liefern, das auf einer anderen Unterlage, eben dem Ei, sich absetzt. 2) Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten, Anat Hefte, Bd. 39 (1909).

eine Wachstumslamellierung, wie sie uns von den Molluskenschalen her bereits wohl bekannt ist. Eine sehr häufige Erscheinung schließlich ist fibrilläre Differenzierung der Kutikula, wie wir sie z. B. in ähnlicher Weise bei Nematoden, Oligochaeten, Krebsen und Insekten vorfinden. Dabei können die Fibrillen sehr komplizierte Anordnungen annehmen, meist so, daß die Kutikula aus zahlreichen Faserlagen besteht, in denen die Fibrillen gesetzmäßig wechselnden, oft kreuzstreifigen Verlauf zeigen. Es ist noch zu bemerken, daß vielfach eine Kutikula aus sehr verschieden strukturierten Schichten besteht, wie z. B. oft die erst gebildete, also oberflächlich gelegene Lage sich in ihrem Bau erheblich von den inneren unterscheidet.

Besonders verblüffend wirkt, daß die Art der Faseranordnung bei Kutikularbildungen chemisch ganz verschiedener Art in den wesentlichen Zügen gleich bleibt, ja daß sie auch bei funktionell ähnlich beanspruchten bindegewebigen Organen sich vorfindet (s. S. 286), worauf besonders Biedermann mehrfach hingewiesen hat. Die Tatsache nun, daß wir auch in Molluskenschalen ähnlichen kreuzstreifigen verwickelten Anordnungen begegnen, woselbst der Einfluß der Zellen auf die Strukturgebung so gut wie ausgeschlossen gelten kann, läßt es auch als durchaus möglich erscheinen, daß die genannten kutikularen Strukturen nicht vitalen, sondern chemisch-physikalischen, außerhalb der Zellen wirkenden Kräften ihre Entstehung verdanken (s. S. 235—236).

Soweit sich bis jetzt überblicken läßt, beruht die Anisotropie der Kutikularbildungen insbesondere der kutikularen Fibrillen auf dem Zusammenwirken von Stäbchen- und Micellardoppelbrechung (vgl. S. 204 f).

Bisher hat man die Kutikularfibrillen als positiv einachsig mit Richtung der optischen Achse in der Faserachse betrachtet, weil sie auf dem Querschnitt unter allen Azimuten orthoskopisch dunkel bleiben; diese Auffassung ist aber nicht immer streng richtig; läßt sich doch in vielen Fällen konoskopisch zeigen, daß sie positiv zweiachsig sind, mit Richtung der I. Mittellinie in der Faserachse, wobei aber die Größe des Achsenwinkels nur geringe Werte erreicht (vgl. S. 213).

1. FLÄCHENHAFT AUSGEBILDETE KUTIKULEN

Dünnhäutige, anscheinend homogene Kutikulen, die jedenfalls keine fibrillären Strukturen erkennen lassen, erscheinen zwischen gekreuzten Nicols in Flächenansicht unter allen Azimuten dunkel oder nur schwach doppelbrechend. Im Querschnitt (bezw. an gefalteten Stellen) löschen sie parallel der Flächennormale aus und erweisen sich als

negativ in bezug auf diese.[1]) v. E b n e r [2]) nimmt die optische Achse als senkrecht zur Fläche der Kutikula an und bezeichnet demgemäß ihren Charakter als negativ. Er ist geneigt, dieses Verhalten in folgender Weise als Wirkung des appositionellen Wachstums zu deuten: die erst erhärtete Schicht leistet den nachfolgenden Widerstand, sodaß die Entstehung einer solchen Kutikula sich unter einem senkrecht zur Fläche wirkenden Druck abspielen würde, der bekanntlich negative Doppelbrechung (bezogen auf die Druckrichtung) hervorruft.

Abgesehen von den allgemeinen, schon mehrfach besprochenen Bedenken, die sich der Spannungshypothese in diesem Sinne heute entgegen stellen, scheint mir mit Rücksicht auf einen besseren Anschluß an die fibrillär gebauten Kutikulen, die ja oft aus chemisch demselben Material und neben homogenen beim gleichen Objekt vorkommen, eine andere Erklärung für die beschriebenen Erscheinungen näher liegend. Man könnte sich nämlich vorstellen, daß auch die homogenen Kutikulen aus kleinen stäbchenartigen Gebilden (einachsig doppelbrechend, optische Achse parallel der Stäbchenachse) aufgebaut seien, die zwar stets mit ihrer L ä n g s a c h s e d e r F l ä c h e d e r K u t i k u l a p a r a l l e l, aber i m ü b r i g e n r e g e l l o s geordnet seien. Eine solche Anordnung bietet aber die Möglichkeit zur Entstehung negativer Lamellardoppelbrechung (vgl. Anmerkung 1, S. 204). Denkt man auf ein solches System in bestimmter Richtung der Fläche einen Zug ausgeübt, dann würden die Stäbchen sich mit ihren Längsachsen in die Zugrichtung einstellen. Damit wäre optisch und strukturell der für fibrilläre Kutikulen charakteristische Zustand erreicht.

Als ein erstes Beispiel von f i b r i l l ä r gebauten Kutikulen sei die durch v. E b n e r s [3]) Untersuchungen genauer bekannt gewordene F a s e r h a u t d e r G o r d i i d e n besprochen, einer Tiergruppe, die den Fadenwürmern nahe steht.[4]) Hier besteht die Kutikula aus einem oberflächlichen faserlosen (von uns nicht näher berücksichtigten) und einem inneren faserigen Teil, der sich aus einer größeren Anzahl von Schichten zusammensetzt: jede umfaßt eine einfache Lage unter sich paralleler Fibrillen, die sich aber in benachbarten Schichten unter einem in der Längsrichtung des Tieres offenen, stumpfen Winkel von

1) Die Matrix der Kut[illegible]a, des [illegible]schicht[illegible] E[illegible]el, verhält sich stets p o s i t i v in bezug auf die [illegible] sind öfter Fibrillen nachgewiesen, die senkrecht zur Epithelfläche verlaufen. 2) Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie usw. (vgl. S. 208) und Über eine optische Reaktion der Bindesubstanzen auf Phenole, Sitzber. Akad. Wiss. Wien 1894 Math.-Naturw. Kl. Bd. 103, Abtl. III (vgl. S. 165). 3) Über Fasern und Waben, eine histologische Untersuchung der Haut der Gordiiden und der Knochengrundsubstanz, Sitzber. Akad. Wiss. Wien 1910 Math.-Naturw. Kl. Bd. 119, Abtl. III S. 285. 4) Vgl. K. H e i d e r über die Stellung der Gordiiden, Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1920 S. 464.

annähernd 120° überkreuzen. Diese „Faserhaut“ besteht nach v. Ebner keineswegs aus Chitin, denn sie löst sich schon durch kurzes Kochen in Kali- oder Natronlauge völlig auf.

Durch Einbetten in Paraffin (zum Herstellen von Schnitten) geht (infolge der Erwärmung) der Kreuzungswinkel der Fibrillen auf annähernd 90° herab (kann auch innerhalb kurzer Strecken wechseln). Alsdann findet man auf Querschnitten der Faserhaut senkrecht zur Oberfläche und unter einem Winkel von 45° zur Längsachse des Tieres die Faserlagen abwechselnd längs und quer getroffen. In Orthogonalstellung erscheinen solche Durchschnitte fast völlig dunkel, in Diagonalstellung dagegen die Lagen abwechselnd hell und dunkel und zwar die senkrecht durchschnittenen dunkel, die längsgetroffenen hell, was sich aus der einachsigen Natur der Fibrillen und der Übereinstimmung von Faser- und optischer Achse erklärt. Nach Ausweis der Gipsplatte ist der optische Charakter der Fasern positiv. Einzelne Fasern sind so schwach doppelbrechend, daß dies nicht mit den gewöhnlichen Vorrichtungen nachweisbar ist. Wohl aber kann man nach v. Ebner an stark mit Goldchlorid imprägnierten Isolationspräparaten über dem Polarisator allein Pleochroismus erkennen, der besonders auffällt, wenn zwei isolierte Fäserchen zufällig sich senkrecht überkreuzen, also unter geeignetem Azimut die maximalen Unterschiede der Absorption direkt neben einander darbieten.

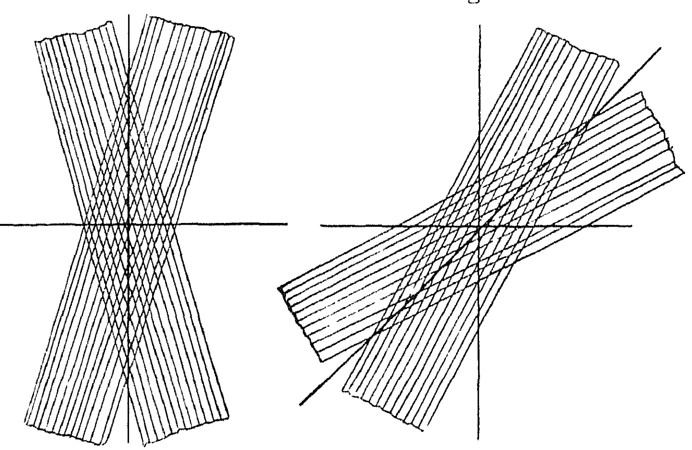
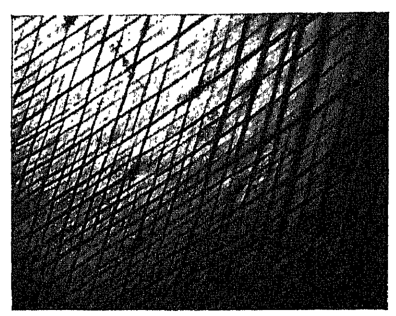


Abb. 102. Schema für das Verhalten über einander gelegener parallelfaseriger Fibrillenlagen, die sich unter einem von 90° abweichenden Winkel kreuzen, in Orthogonal- und Diagonalstellung.

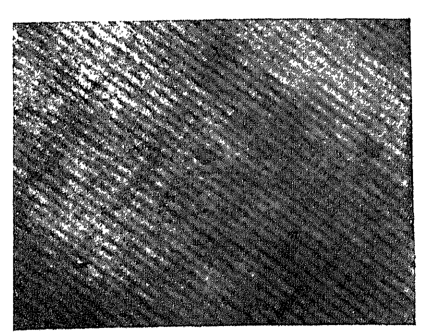
Flachschnitte durch die Faserhaut von *Gordius* zeigen fast völlige Dunkelheit, wenn die Halbierende des Winkels der Faserkreuzung orthogonal verläuft, da alsdann die Kreuzungsrichtungen um den gleichen, aber entgegengesetzten Betrag von den Schwingungsrichtungen der Nicols abweichen und also die Faserrichtung der einen Schicht durch die positiven, die der andern durch die negativen Quadranten geht (vgl. Schema Abb. 102 links); steht aber die Hal-

bierende der Faserkreuzung diagonal, so herrscht maximale Helligkeit, indem jetzt beide Faserrichtungen die gleichwertigen Quadranten durchschneiden, also sich in ihrer optischen Wirkung verstärken, und zwar erscheinen bei eingeschalteter Gipsplatte steigende Farben, wenn die Halbierende des spitzen Winkels der Faserkreuzung durch die positiven Quadranten geht (vgl. Schema Abb. 102 rechts). In letzter Stellung ist Abb. 103 aufgenommen, in der allerdings nicht



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 103. Flachschnitt durch die Faserlagen der Kutikula einer Gorddiusart. Kreuzschichtige Anordnung der Faserung benachbarter Lamellen, an einzelnen Stellen mit Porendurchbrüchen. Vergr. 70 : 1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 104. Flächenansicht der Kutikula vom Pferdespulwurm (Ascaris). Bänder der Rinde unter — 45° verlaufend; stellenweise auch die kreuzschichtigen Faserlagen sichtbar. Vergr. 120 : 1.

die einzelnen Fibrillen, sondern nur Gruppen von solchen wahrnehmbar sind. Stellen, an denen sich die Faserlagen rechtwinkelig überkreuzen, bleiben natürlich unter allen Azimuten dunkel.

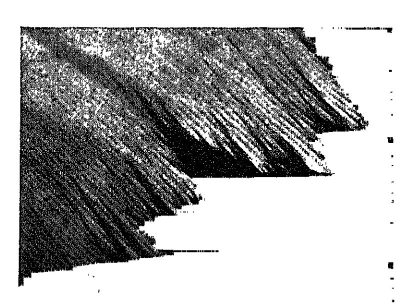
Nach v. Ebner wird die positive Doppelbrechung der Fibrillen in der Gordiidenkutikula durch Einwirkung von Phenolen und Phenolaldehyden — am besten Salicylaldehyd nach vorheriger Entwässerung in Alkohol — in eine negative umgewandelt. —

Bereits vor vielen Jahren hat J. Czermak[1]) die ausgesprochen faserig gebaute Kutikula des menschlichen Spulwurms *(Ascaris lumbricoides)* in polarisiertem Lichte untersucht. Wir benutzen die ganz ähnlich beschaffene Kutikula von *Ascaris megalocephala,* dem Pferdespulwurm, und berücksichtigen nur die Hauptzüge ihres verwickelten Baues. Zu äußerst befindet sich die „Rinde", die entsprechend der Querringelung der Körperoberfläche in bänderartige, rings dem Körper umgreifende Stücke gegliedert ist (vgl. Abb. 104 und 105); darunter folgt die „homogene Lage", die weitaus dickste Schicht der Kutikula, und an sie anschließend drei „Faserschichten"

[1]) Über den Bau und das optische Verhalten der Haut von Ascaris lumbricoides, Sitzber. Akad. Wiss. Wien 1852, Math.-Naturw. Kl. Bd. 9, S. 755.

(äußere, mittlere, innere) ähnlicher aber viel gröberer Art wie die einzelnen Fibrillenlagen bei *Gordius;* jede besteht aus einer einfachen Lage paralleler Balken, von denen die der äußeren und inneren Faserlage annähernd in gleicher Richtung, die der mittleren aber zu jenen gekreuzt verlaufen und zwar so, daß der stumpfe Kreuzungswinkel von etwa 150^{0} sich in der Längsrichtung des Tieres öffnet; demnach bilden auch die erst genannten Bänder und die Fibrillen einen spitzen Winkel miteinander (vgl. Abb. 104). Darauf folgt noch nach innen eine dünne „basale Lage".[1])

An abgezogenen Stücken der Kutikula vom Pferdespulwurm, an deren abgerissenem Rande oft die Lagen einzeln verschieden weit hervorragen — man untersucht die Flächenansicht am besten in Wasser oder Alkohol — erkennt man leicht, daß die Faserlagen stärker doppelbrechend sind, als die Rinde (Abb. 105), während die übrigen Anteile in Flächenansicht keine deutliche Anisotropie zeigen. Isolierte Fibrillen der Faserlage löschen gerade aus und erweisen sich als positiv in bezug auf die Längsachse; das gleiche gilt für die Bänder in bezug auf die Querrichtung des Körpers. Wie schon Czermak im wesentlichen richtig beschrieben hat und gemäß den bei *Gordius* (s. o.) im einzelnen gemachten Ausführungen verständlich wird, verhält sich die Kutikula im ganzen infolge der Wirkung der übereinander gelegenen Faserschichten neutral, wenn die Halbierende der Faserkreuzung orthogonal geht; verläuft sie diagonal,



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 105. Flächenansicht der Kutikula vom Pferdespulwurm (Ascaris); Randstelle; man sieht vor allem die Querbänder der Rinde; die Faserlagen sind stellenweise eingerissen und lassen daher erkennen, daß sie in einem Winkel zu den unter — 45^{0} dahingehenden Querbändern verlaufen. Vergr. 100 : 1.

1) Den Kreuzungswinkel der Faserschichten kann man sehr hübsch feststellen, wenn man auf das in Wasser liegende Objekt ein starkes Objektiv einstellt, und dann bei enger Blende das Öffnungsbild beobachtet, also wie bei konoskopischer Untersuchung verführt, nur daß man den Beleuchtungskegel stark einschnürt und die Nicols nicht eingeschaltet werden brauchen. Dann sieht man zwei helle Linien, die sich in der ebenfalls hellen Mitte des Objektives (dem Blendenbild) unter dem genannten Kreuzungswinkel schneiden. Jedes der beiden, an der Kreuzschichtung beteiligten parallelfaserigen Fibrillensysteme erzeugt ein Beugungsbild, eine zu einer Linie zusammenfließende Spektrenreihe, die senkrecht zur Verlaufsrichtung der Fasern steht. Daher erscheint der im Öffnungsbild zu beobachtende spitze bezw. stumpfe Kreuzungswinkel um 90^{0} gegen den entsprechenden im Präparat gedreht. Die Bänderlage gibt nur eine, viel lichtschwächere Linie, die man dort beobachten kann, wo diese Schicht allein vorliegt.

dann herrscht maximale Helligkeit und zwar steigende Farben bei eingeschalteter Gipsplatte, wenn die Halbierende des spitzen Winkels (also die Querachse des Tieres) unter $+45^0$ orientiert ist (vgl. Abb. 104 und 105). Auch die Bänder der Rinde befinden sich alsdann zugleich mit den übereinander geschichteten Faserlagen in maximaler Wirksamkeit. Stückchen der Kutikula, die man rechtwinklig gekreuzt übereinander legt, bleiben im Überlagerungsgebiet unter allen Azimuten dunkel.[1])

E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 106. Querschnitt durch den Hautmuskelschlauch eines Pferdespulwurms (Ascaris) in der Längsrichtung des Tieres; Rinde (äußerste, der Ringelung entsprechend feingerippte Lage) und Faserlage der Kutikula (innerste) hell; homogene Schicht zwischen beiden dunkel. Die weiter nach innen folgende Lage gehört im wesentlichen der längs getroffenen Muskulatur an. Vergr. 70 : 1.

C z e r m a k hat gewisse Unterschiede im Verhalten der verschiedenen Schichten auf längs und senkrecht zur Körperachse geführten Q u e r s c h n i t t e n hervorgehoben: auf dem l o n g i t u d i n a l e n L ä n g s s c h n i t t (Abb. 106) erscheinen Rinde und Faserlagen s c h w a c h doppelbrechend, auch die homogene Schicht gibt Andeutung von Doppelbrechung.[2]) Das erklärt sich, wie ich hinzufüge, daraus, daß die Bänder genau senkrecht und die gekreuzten Faserlagen annähernd quer zur Längsachse und also auch optischen Achse der Fibrillen durchschnitten werden, daher nur mit geringer Doppelbrechung wirken können. Auf dem transversalen Querschnitt (Abb. 107) zeigen Rinde und Faserlagen viel stärkere Doppelbrechung, was damit zusammenhängt, daß ihre wirksamen Bestandteile nun viel mehr parallel zur optischen Achse durchschnitten werden. Gelegentlich sieht man jetzt eine der Faserlagen dunkel bleiben, woraus man einen von der Norm abweichenden Faserverlauf entnehmen kann.

1) Die Angabe von C z e r m a k, daß die „Kutikula von Ascaris lumbricoides im Bereich der Seitenlinie unter allen Azimuten in Flächenansicht dunkel bleibt", finde ich bei Ascaris megalocephala nicht bestätigt. 2) Daß sie „die Färbungen sehr deutlich erkennen ließ" (C z e r m a k), kann ich nicht behaupten.

Der optische Charakter der Faserlagen der Ascariskutikula wird durch Behandeln mit Nelkenöl und Salicylaldehyd Zimmtaldehyd, Anilin, Karbolsäure umgekehrt. Ebenso wirkt Thouletsche Lösung, die allerdings das Objekt bald angreift. Schon durch Eintragen in Glyzerin wird die Doppelbrechung (vor allem die der Bänderlage) stark geschwächt. Jedenfalls liegt also auch hier eine Vereinigung von Stäbchen- und negativer Micellardoppelbrechung vor. Die Faserlagen zeigen nach Färbung mit Kongorot Pleochroismus. —



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 107. Querschnitt durch die Kutikula des Pferdespulwurmes (Ascaris) in der Querrichtung des Tieres; starke Doppelbrechung der Rinde und der Faserlagen; homogene Schicht dunkel. Vergr. 100:1.

Ausgesprochen fibrillären Aufbau besitzt auch der Chitinpanzer zahlreicher Arthropoden, [1]) wie vor allem für Käfer, Orthopteren und Krebse bekannt ist, eine Tatsache, die zwar bei einzelnen Objekten schon von älteren Forschern aufgefunden, aber in neuerer Zeit erst seit den Beobachtungen von Biedermann wieder die gebührende Beachtung gefunden hat.

Um sich das allgemeine Verhalten der Chitinfibrillen vorzuführen, untersuche man zunächst Chitinsehnen von Insekten. Man erhält sie leicht durch Ausreißen und Zerreißen der Beine von Käfern, Hymenopteren usw., sei es, daß man frisches oder in Alkohol aufgehobenes Material ohne weiteres verwendet oder aber, daß man die Tiere vorher mit Kalilauge behandelt, welche die Weichteile zerstört. Diese Sehnen sind mehr oder minder deutlich längsfaserig gebaut und zeigen, in Wasser oder Alkohol untersucht, ziemlich kräftige Doppelbrechung. Sie löschen der Länge nach aus und erweisen sich gemäß der Einwirkung auf die Gipsplatte als positiv in bezug auf diese Richtung. Dickere Sehnen (wie man sie auch von größeren Krebsen ge-

1) W. Biedermann, Geformte Sekrete, Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 2 (1903), S. 395, vgl. auch von demselben Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen, Handb. vgl. Physiol. Bd. 3 (1914), und Sekretion und Sekrete, Pflügers Arch. Bd. 167 (1917), S. 1; P. Schulze Chitin und andere Kutikularstrukturen bei Insekten, Verh. D. Zool. Ges. 1913, S. 165; W. Hass Über die Struktur des Chitins bei Arthropoden, Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abtl. 1916, S. 296; Kremer, Die Flügeldecken der Coleopteren, eine kritische Studie, Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 41, 1919, S. 175. — Für wabigen Aufbau des Chitins ist eingetreten: S. Kapzov Untersuchungen über den feineren Bau der Kutikula bei Insekten, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 98 (1911), S. 297.

winnen kann) sind recht geeignete Objekte, um sich die Abhängigkeit der Stärke und des Charakters der Doppelbrechung vom Brechungsindex des Imbibitionsmittels vorzuführen (s. S. 207 f). Bei solchen plattenartigen Sehnen kann man konoskopisch negativ zweiachsige Bilder mit sehr großem Achsenwinkel wahrnehmen (Achsenebene parallel der Fibrillierung, s. S. 214). Demnach ist der Achsenwinkel in Richtung der I. Mittellinie klein, weshalb quer durchschnittene Chitinfibrillen orthoskopisch dunkel bleiben (s. S. 213)

Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 108. Flächenansicht der Hauptlage aus der oberen Flügeldeckenlamelle eines Hirschkäfers (Lucanus). Andeutung der kreuzstreifigen Faserlagen; Kreuze der Pfeiler (groß) und der anderen vertikalen Strukturen. Vergr. 65 : 1.

Die Befunde von Möhring (s. S. 209) am Chitin des Hummers wird man ohne weiteres auf das der Insekten übertragen können: auch seine Anisotropie beruht auf dem Zusammenwirken einer (wie immer) positiven Stäbchendoppelbrechung mit einer negativen Micellardoppelbrechung. Ich konnte die Möhringschen Beobachtungen bei Anwendung Thouletscher Lösung an Chitinsehnen von Käfern durchaus bestätigen. Chitinteile, die mit Kalilauge vorbehandelt, dann entwässert und in dünnflüssigen Balsam eingeschlossen werden, zeigen oft nach einiger Zeit erhebliche Verminderung der Stärke der Doppelbrechung, stellenweise Umkehr des optischen Charakters und anomale Interferenzfarben. Will man daher beständige und brillante Präparate von der Hauptlage der Käferflügeldecken usw. erhalten, so muß man auf ihre Vorbehandlung mit Kalilauge verzichten und die rein mechanisch isolierten Stückchen in erhitzten, bald erstarrenden Balsam einschließen.

Biedermann hat beobachtet, daß bei Chitinfibrillen die Stärke der Doppelbrechung durch Zug steigt.

Das polarisierte Licht ist sehr brauchbar, um verwickelte Anordnungen von Chitinfasern zu analysieren, von denen einige im folgenden besprochen werden.

Besonders lohnend für die Untersuchung sind die Flügeldecken der Käfer (z.B. des Hirschkäfers). Als Ausstülpungen der Körperwand

entstanden, setzen sie sich, abgesehen von den umschlossenen Weichteilen, aus einer stärkeren oberen und einer dünneren unteren kutikularen Lamelle zusammen, die durch „Pfeiler" verbunden sind und am Flügelrand ineinander übergehen. Obere und untere Lamelle stimmen in wesentlichen Zügen ihres Baues überein. Für unsere Zwecke eignet sich die obere Lamelle besser. Zu ihrer Untersuchung behandelt man die Flügeldecken längere Zeit mit Kalilauge oder mit dem vom Paul Schulze (a. a. O.) angegebenen Chitinerweichungsgemisch und kann sie dann in ihre Hauptteile ziemlich leicht zerlegen.[1]) Die äußerste dunkle Lage, die Lackschicht, pflegt sich alsdann von selbst abzulösen, und mit geringer Mühe gelingt es, den Rest der oberen Lamelle, die sogenannte Hauptlage, von der unteren Lamelle zu trennen.

Die Hauptlage aus der oberen Lamelle der Flügeldecke eines Käfers bietet in Flächenansicht ein überaus eigenartiges Bild; man sieht mehrere Systeme scharf begrenzter paralleler Linien sich in verschiedenen Ebenen und unter wechselnden Winkeln überschneiden (Abb. 108).[2]) Die Bedeutung dieser Struktur ergibt sich aus dem Ver-

1) Chitin ist ein schwer angreifbares — in konzentrierter Salzsäure lösliches — Aminopolysaccharid. — Neuestens hat P. Schulze (Ein neues Verfahren zum Bleichen und Erweichen tierischer Hartgebilde, Sitzber. Ges. Naturw. f. Freunde, Berlin, 1921, S. 135, Über Beziehungen zwischen pflanzlichen und tierischen Skelettsubstanzen und über Chitinreaktionen, Biol. Zentralbl. Bd. 42 (1922), S. 388) gezeigt, daß sich durch Behandeln von Chitin mit Chlordioxyd — ähnlich wie aus Holz Lignin — härtende Inkrusten ausziehen lassen, wobei jedes auch noch so dunkle Chitin vollkommen gebleicht wird, ein Verfahren, daß auch für die polarisationsmikroskopische Untersuchung bedeutungsvoll ist. Zur Ergänzung der bekannten van Wisselinghschen Chitinreaktion — die nach P. Schulze, nach Entfernung der Inkrusten leichter gelingt — empfiehlt H. Brunswick (Über die Mikrochemie der Chitosanverbindungen, Biochem. Zeitschr. Bd. 113 (1921), S. 110) die Fällung von kristallisierenden Chitosansalzen. Die Objekte werden mit 50 proz. Kalilauge 15 Minuten lang im zugeschmolzenen Glasröhrchen auf dem Ölbad auf 160° C erhitzt, das so gebildete Chitosan mit Alkohol und Wasser von der Lauge gereinigt und die Proben in 50 proz. Salpetersäure oder 10 proz. Schwefelsäure oder 1% Chromsäure auf den Objektträger gebracht. Durch vorsichtiges Erwärmen derselben bis zum Kochen und äußerst langsames Abkühlen kommen die entsprechenden Chitosansalze (Chitosannitrat, -sulfat, -chromat) in Gestalt charakteristischer Sphärokristalle zur Abscheidung: biskuitähnliche, in Flächenansicht quadratisch gerundete Formen, von denen die ersten in polarisiertem Licht stark aufleuchten und ein Sphäritenkreuz zeigen, die zweiten bei ihrer geringen Dicke nur schwache Aufhellung herbeiführen.

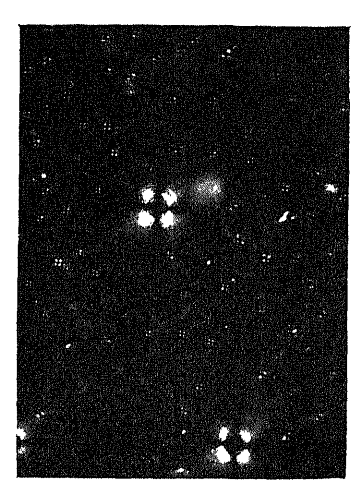
2) Biedermann (Zeitschr. f. Allg. Physiol.) gibt an, daß dieses Überschneiden rechtwinklig erfolge; das ist aber nicht der Fall, wie auch in seiner Abb. 1 Tafel III a. a. O., die gemäß der Figurenerklärung eine rechtwinklige Überkreuzung dartun sollen, die Verlaufsrichtungen der vier Lamellen auf einen Winkel von 180° ziemlich gleichmäßig verteilt sind. Auch P. Schulze hat mit Recht den wechselnden Überkreuzungswinkel beim Hirschkäfer betont.

gleich mit Querschnitten. Die Hauptlage besteht nämlich aus einer größeren Anzahl von Elementarlagen; gelingt es eine einzelne zu isolieren (am Rande von Flächenpräparaten stehen einzelne oft kurze Strecken frei vor), so erscheint sie wie von zahlreichen parallel gerichteten, schmalen, bald längeren bald kürzeren Spalten durchsetzt, die bei flüchtiger Betrachtung den Eindruck erwecken, als ob die Lamellen aus parallel nebeneinander gerichteten Fasern (Balken) beständen, während in Wirklichkeit ein einzelner Balken nie über längere Strecken zu verfolgen ist, sondern die benachbarten vielfältig unter sehr spitzen Winkeln zusammentreten, was eben die Spalten verursacht. Die Masse der Balken ist fein fibrillär, und die einzelnen Lamellen zeigen Neigung, entsprechend den Spalten vom Rande her einzureisen.[1]) Indem nun die Balkenrichtung benachbarter Lamellen gekreuzt ist, entstehen aus den sich auch quer überdeckenden Spalten sehr auffallende Kreuzfiguren („Kreuzporen"). Die „Pfeiler" stellen Einstülpungen der oberen Lamelle der Flügeldecken dar, und nehmen daher achsial Fortsetzungen der Lackschicht in sich auf. Ihre Hauptmasse geht aus den Balkenlagen hervor, die sich an den Pfeilern nach unten biegen, sie begleiten und sich an ihrer Basis in die untere Lamelle der Flügeldecken fortsetzen (Vgl. Abb. 112, S. 233). Außer von den verbindenden Pfeilern wird die obere Lamelle der Käferflügeldecke von zahlreichen, sehr viel feineren „Säulchen" durchsetzt, indem aus den horizontalen Lagen Fibrillen vertikal abbiegen und als geschlossener Strang (in einem „Porenkanal") die Faserlagen senkrecht durchsetzen. Dadurch wird der Zusammenhang der horizontalen Lagen hergestellt; nur bei stärkeren Vergrößerungen nimmt man diese aufsteigenden Verbindungsfasern auf dem Querschnitt war. Bei Flächenansicht und vor allem in polarisiertem Licht treten sie viel besser hervor. Ähnliche Durchbohrungen der Hauptlage kommen durch wirkliche Porenkanäle (mit Lumen) zustande, die zu Sinneshaaren oder Drüsen gehören. Alle diese die horizontalen Schichten senkrecht durchbohrenden Bildungen bezeichne ich zusammenfassend als „vertikale Strukturen".

Wie Biedermann festgestellt hat und leicht an Totalpräparaten einzelner Balkenlagen zu bestätigen ist, löschen die Balken gerade aus und zeigen unter ± 45 maximale Helligkeit. Bei eingeschalteter Gipsplatte erweisen sie sich als positiv in bezug auf ihre Länge, und, quer

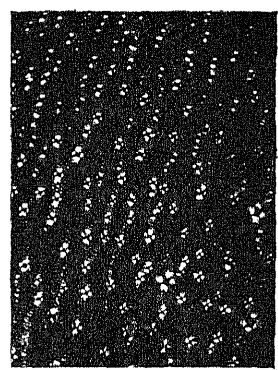
1) Nach Paul Schulze sind die Spalten von einer stärker lichtbrechenden, noch halb plasmatisch erscheinenden, nicht fibrillären Zwischensubstanz von unregelmäßiger Struktur ausgefüllt; indessen sah ich aber an mazerierten Objekten gelegentlich, daß die Spalten isolierter Lamellen sich mit Luft füllten und dadurch das Spaltensystem in schärfster Form zur Darstellung kam (s. auch S. 233 Färbung mit Kongo-Rot).

getroffen, bleiben sie unter allen Azimuten dunkel, woraus zu entnehmen ist, daſz ihre optische Achse mit der Längsrichtung übereinfällt und somit der Charakter der Doppelbrechung wirklich positiv einachsig ist. [1]) Zwei rechtwinklig gekreuzte Balkenlagen bleiben unter allen Azimuten dunkel. Liegen zahlreiche Lagen mit wechselnder Verlaufsrichtung der Balken übereinander, so hebt sich ihre Wirkung in der Flächenansicht zum allergröſzten Teil auf und es tritt in polarisiertem Licht nur eine Andeutung der Kreuzstreifung zu tage. In auffälligster Weise machen sich aber Pfeiler und die andern eben genannten vertikalen Strukturen bemerkbar: denn alle jene vertikalen Differenzierungen, welche die horizontalen Lagen senkrecht durchbrechen, zwingen den Balken ihrer nächsten Umgebung, wie auch immer deren Verlaufrichtung sein mag, einen zum kreisförmigen Querschnitt des durchtretenden Pfeilers usw. tangentialen bezw. zirkulären Verlauf auf, und führen so an diesen Stellen für alle faserigen Horizontallagen eine regelmäſzige Ordnung der Balken herbei. Jeder solchen Stelle kommt daher ein dunkles, den Schwingungsrichtungen der Nicols entsprechendes Kreuz zu, ähnlich wie es ein einzelner zum Kreis geschlungener Balken ergeben müſzte. Da die Fibrillen positiv doppelbrechend sind, so müssen bei ihrem tangentialen Verlauf (s. S. 49) in den positiven Quadranten sinkende, in den negativen steigende Farben



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 109. Flächenansicht der Hauptlage aus der oberen Flügeldeckenlamelle eines Riesenkäfers (Chalcosoma). Kreuze der Pfeiler (groß) und anderer vertikaler Strukturen. Vergr. 40 : 1.

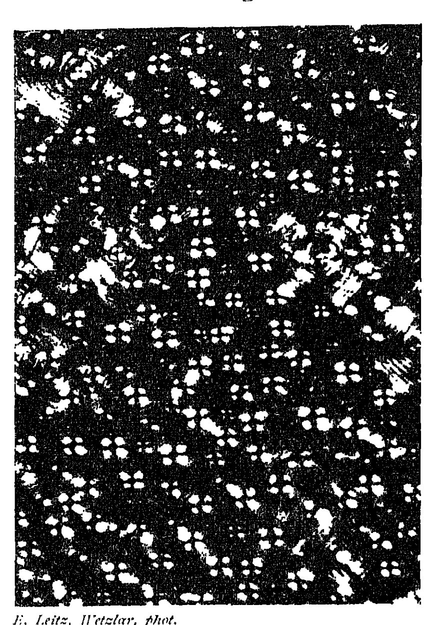


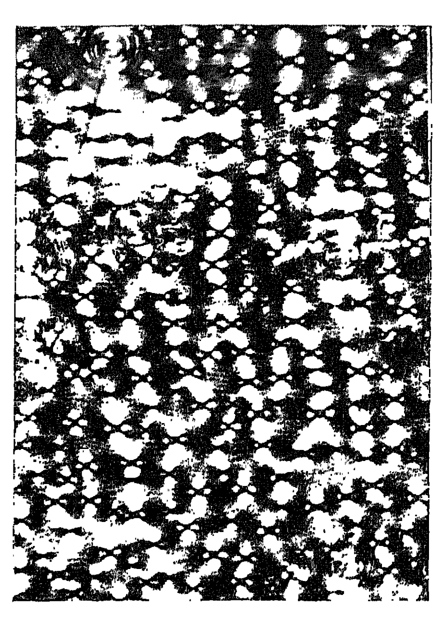
Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 110. Flächenansicht der Hauptlage der Kutikula von der Unterseite des Hinterleibes eines Riesenkäfers (Chalcosoma). Vergr. 40 : 1.

1) Über die Einachsigkeit vgl. das auf S. 213 Gesagte. — In den Flügeldecken von *Chalconotus cupreus* beobachtete Biedermann Chitinfasern, die aus abwechselnd einfach- und doppelbrechenden Elementen bestanden und so in ihrem optischen Verhalten an quergestreifte Muskelfibrillen erinnern. Durch eine regelmäßige Anordnung der isotropen und anisotropen Abschnitte benachbarter Fibrillen kommt eine zierliche Felderung der einzelnen Lamellen zustande.

auftreten („negative Kreuze"). So bieten Flächenansichten der Hauptlage überaus zierliche Bilder dar, von denen eine Anzahl im Folgenden beschrieben sind. Abb. 108 (S. 228) bezieht sich auf die Flügeldecke vom Hirschkäfer, läßt Andeutungen der Kreuzstreifung, einige große Pfeilerkreuze und zahlreiche andere, durch schmächtigere vertikale Strukturen verursachte Kreuzchen von geringerer Größe wahrnehmen. Bei *Chalcosoma* (Abb. 109) bleiben die Faserlagen im wesentlichen völlig dunkel und nur große und kleine Kreuze treten





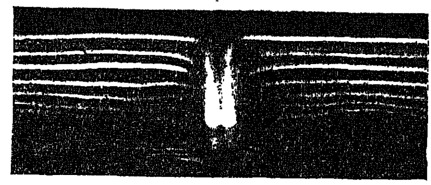
E. Leitz, Wetzlar, phot.

a *b*

Abb. 111. Außenlamelle der Flügeldecke (Lackschicht + Hauptlage) eines tropischen Elateriden, *a*) Längsrichtung der Flügeldecke orthogonal, große und kleine dunkle Kreuze der vertikalen Strukturen, *b*) Längsrichtung der Flügeldecke diagonal zu den (hier diagonal verlaufenden!) Schwingungsrichtungen der Nicols. Vergr. 65:1.

hervor. In der Chitinlage von der Unterseite des Abdomens bei *Chalcosoma* (Abb. 110) fehlen naturgemäß die Pfeiler; es finden sich nur die feineren vertikalen Strukturen. Sind Porenkanäle und Pfeiler nicht von kreisförmigen, sondern von elliptischem Querschnitt, wie ich es (anscheinend im Zusammenhang mit der sehr schlanken Form der Flügeldecken) bei einem tropischen Elateriden beobachtete, so erscheinen die dunklen Kreuze regelmäßig, wenn die Hauptdurchmesser der Ellipsen (die längs und quer zur Flügeldecke verlaufen) den Schwingungsrichtungen der Nicols parallel gehen; stehen sie aber diagonal, so werden die Kreuze entsprechend verzerrt (Abb. 111 a u. b).

Daſz die Chitinkutikulen der Insekten ausgezeichnete Objekte sind, um sich den künstlichen Pleochroismus vorzuführen, wurde bereits erwähnt (s. S. 216). Behandelt man Stücke aus der Hauptlage der Käferflügeldecken mit Kongorot, so dringt der Farbstoff vornehmlich auf dem Wege der „Kreuzporen" in die Masse ein und färbt die ihnen angrenzenden Balkenabschnitte. So entstehen infolge der wechselnden Faserrichtung benachbarter Lagen rote Kreuzchen. Untersucht man sie über dem Polarisator allein, so sind beide Kreuzarme zugleich nur unter 45 ^{0} zu dessen Schwingungsrichtung deutlich sichtbar; parallel bezw. senkrecht dazu aber läſzt sich immer nur der eine oder andere und zwar zur Schwingungsrichtung des Polarisators jeweils parallele Arm erkennen. Die gleiche Färbung lehrt, daſz auch die Chitinsehnen (aus den Beinen z. B.) nicht einfach fibrillär sind, sondern lamellösen Charakter besitzen und ebenfalls von zahlreichen parallelen Schlitzen durchsetzt sind; jedoch ist deren Verlaufsrichtung in benachbarten Lamellen gleichsinnig, nicht gekreuzt, wie es bei der Beanspruchung einer Sehne mit parallelem Faserverlauf selbstverständlich erscheint. [1])



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 112. Querschnitt durch die Flügeldecke eines Riesenkäfers (Chalcosoma); ohne Lackschicht. Lagen mit längsgetroffenen Fasern hell, mit quergetroffenen dunkel; ein Pfeiler mitten durchschnitten. Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal! Vergr. 80 : 1.

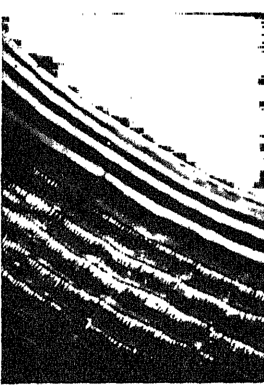
Nicht minder kennzeichnend sind Querschnitte durch die Hauptlage der Käferflügeldecken zwischen gekreuzten Nicols. Gemäſz dem vorhin Gesagten verlaufen die Balken in benachbarten Lagen in verschiedenen Richtungen, werden also auf dem Durchschnitt in wechselnder Neigung zur optischen Achse getroffen. Gelegentlich findet man nun Stellen, an denen die Balken abwechselnd ziemlich genau längs und quer durchschnitten sind; die letzten bleiben, weil senkrecht zur optischen Achse getroffen, unter allen Azimuten dunkel, die ersten dagegen leuchten in Diagonalstellung hell auf (Abb. 112). Eine Stelle, an der ein Pfeiler hindurch geht, erscheint entsprechend dem vertikalen Abbiegen der horizontalen Lagen bei eingeschalteter Gipsplatte in gegensätzlichen Farben zu den horizontalen Längsbalken.

Auf Querschnitten durch ein Horn von *Chalcosoma* (Abb. 113) machen sich die hier reichlich vorkommenden, vertikal die horizontalen Lagen durchbohrenden Faserbündelchen auffallend bemerkbar, indem in Diagonalstellung die Balken der quer getroffenen Lagen zwar selbst

1) Die plattenartige Chitinsehne aus der Krebssehne gab Herzog und Jancke ein Röntgeninterferenzbild ähnlich einer Sehne aus Kollagen oder dem Nackenband (vgl. S. 283 u. 329).

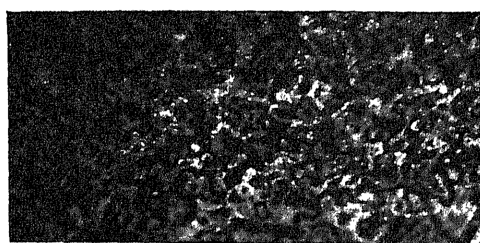
dunkel, aber die vertikalen Fasern, die zwischen den Balken durch diese Lagen durchtreten, hell erscheinen. Bei eingeschalteter Gipsplatte ist das Bild dadurch besonders prächtig, daſz die längs getroffenen horizontalen Balken und die vertikalen Bündelchen gegensätzliche Farben aufweisen.

Wie schon gesagt, gibt die Lackschicht, die äuſzerste, oft Abdrücke der sezernierenden Epithelzellen aufweisende Lage im allgemeinen keine besonderen Erscheinungen in polarisiertem Licht. Indessen sah Biedermann[1]) bei verschiedenen Käfern eine ganz regelmäſzig entwickelte Vertikalstreifung der Lackschicht (so z. B. bei *Smaragdisthes africanus*), die durch stäbchenartige Chitingebilde hervorgerufen wurde, welche auf Querschnitten der Kutikula zwischen gekreuzten Nicols in Orthogonalstellung dunkel erschienen, in Diagonal-



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 113. Teil eines Querschnittes durch ein Horn eines Riesenkäfers (Chalcosoma). Vergr. 60 : 1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 114. Messinggelbe Lackschicht vom Oberschenkel eines Käfers (Plusiotes splendens). Vergr. 60 : 1.

stellung aber hell; auch die äuſzerste Begrenzung eines solchen Querschnittes wurde von einer stark leuchtenden Linie gebildet, die vom oberen Ende der hellen Stäbchen durch einen schmalen dunklen Zwischenraum getrennt war. [2])

Die Oberflächenschicht des Chitinpanzers des Käfers *Plusiotes splendens*, die bei auffallendem Licht in einer gleichmäſzigen metallischen, prachtvoll messinggelben Farbe erglänzt und mir aus feinsten Stäbchen zusammengesetzt erschien, zeigte im durchfallenden pola-

1) Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln, Festschr. z. 70. Geburtstag von Ernst Haeckel, Jena 1904.

2) Hier sei auch auf einige kristallartige Strukturen in chitinösen Kutikulen hingewiesen, deren erneute Untersuchung erwünscht wäre: Nach Ambronn (Über den Glanz der Sapphirinen, Mitt. Zool. Stat. Neapel Bd. 9 (1889—1891), S. 149) leuchtet die äußere aus Chitin bestehende Lage der Kutikula der Sapphirinen am Rande des Tieres (also im optischen Querschnitt) nur schwach auf; die nach innen angrenzende, in Flächenansicht gefelderte und feinkörnige Lage dagegen zeigt viel stärkere Doppelbrechung; der Charakter der Anisotropie ist in beiden negativ

risierten Licht sehr charakteristische Erscheinungen, indem beim Drehen des Objekttisches von zahlreichen Punkten dunkle, etwas unregelmäßige Kreise ausgingen, die sich erweiterten und dann zu welligen Figuren zusammenflossen (Abb. 114). Diese Erscheinung beweist jedenfalls, daß die kleinsten Teilchen dieser Schicht eine bestimmte, aber in benachbarten Bezirken wechselnde Anordnung besitzen.

Die Ursachen der kreuzstreifigen Fibrillenanordnung in kutikularen Strukturen sind vor allem für die Flügeldecken der Käfer diskutiert worden. Biedermann vertritt in seiner letzten Besprechung dieser Verhältnisse wie in früheren Arbeiten den Standpunkt, daß kaum etwas anderes übrig bleibe, als die Tätigkeit der Zellen hierfür verantwortlich zu machen. Anlehnend an die Untersuchungen von Kapzov nimmt er an, daß die Zellen anfangs in ihrer ganzen freien Oberfläche ein gleichartiges Chitin (die Lackschicht) absondern, indem nur die Zellgrenzen als linear umsäumte Feldchen angedeutet sind. Dann aber beginnen je zwei gegenüberliegende, parallele Seiten der sechseckigen Zellflächen, der Kantenrichtung entsprechend, Chitinfasern abzusondern, wobei die Flächensekretion so gut wie ganz unterdrückt ist. Indem aber an den parallelen Kantenpaaren immer neue Fibrillen „auskristallisieren" und an die schon vorhandenen sich gleich gerichtet anlagern, entsteht schließlich eine parallelfaserige flächenhafte Struktur (Balkenlage), in der die ursprünglichen sechseckigen Feldchen zu länglichen bis spaltförmigen Figuren verzogen erscheinen. An den Grenzen zweier Balkenlagen tritt von neuem der ursprüngliche Charakter eines Netzes mit polygonalen Maschen hervor. Aus der Kreuzung benachbarter Balkenlagen wird nun gefolgert, daß die oben beschriebene Kantensekretion rhythmisch in der Richtung wechselt.

Ich muß gestehen, daß die bisher festgestellten Tatsachen mir nicht die Notwendigkeit dartun, eine rhythmisch wechselnde Kantensekretion bezw. einen ähnlichen vitalen Anteil der Zellen an der Entstehung der Kreuzstreifigkeit anzunehmen; vielmehr bleibt immer noch denkbar, daß äußere Umstände bezw. die im kolloidalen Chitin selbst wirk-

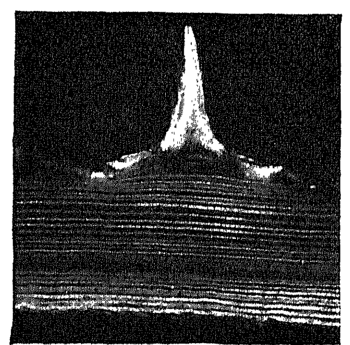
bezogen auf die Flächennormale. Die innere Schicht besteht aus dicht nebeneinander liegenden prismatischen Stäbchen, die sich unter Druckwirkung verschieben, ja isolieren lassen. Jedes verhält sich wie ein negativ einachsiger Kristall von hexagonal-prismatischer Gestalt, ja Ambronn möchte die Stäbchen vielleicht sogar als echte Kristalle ansprechen. Mit der Erzeugung des prächtigen Farbenspieles haben diese Gebilde nach Ambronn nichts zu tun. Nach v. Ebner (Über eine optische Reaktion der Bindesubstanzen auf Phenole, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. Bd. 103, III. Abt. S. 162) zeigt die Kutikula einer Sphinxraupe eine oberflächliche von kristallartigen Stäbchen durchsetzte Schicht; über ihre optischen Eigenschaften wird nichts angegeben.

samen strukturierenden Kräfte die kreuzstreifige Fibrillierung hervorrufen. Daſz jedenfalls kreuzstreifige Strukturen unter verhältnismäſzig einfachen Bedingungen entstehen können, hat Bütschli[1]) gezeigt: aus 50 % iger Gelatinelösung ausgezogene Fäden erwiesen sich als schief kreuzstreifig, was dieser Forscher allerdings auf die Verzerrung eines Wabensystems zurückführen möchte. Einen nach dieser Richtung hin lehrreichen und einer genaueren Untersuchung würdigen Fall stellt die hornartige (das charakteristische Onuphin enthaltende) Röhre des Ringelwurms *Hyalinoecia tubicola* dar. Sie geht nach Ehlers aus dem Sekret der Knäueldrüsen hervor, wird also nicht von der ganzen Körperoberfläche geliefert, und besteht aus zahlreichen, dicht aufeinander gelegenen sehr dünnen Lamellen, deren jede parallelfaserig aufgebaut ist und von denen benachbarte gekreuzten Faserverlauf aufweisen, sodaſz ein ähnliches, wenn auch viel zarteres Bild entsteht, wie in der Kutikula der Insekten oder noch mehr bei den Gordiiden. Die Fibrillen sind positiv einachsig doppelbrechend, und die Schicht zeigt in ihrer Gesamtheit ein polarisationsoptisches Verhalten, wie wir es bei *Gordius* (s. S. 223) beschrieben haben, d. h. die Halbierende des spitzen Winkels kennzeichnet die groſze Achse der Elastizitätsellipse. Offenbar muſz gemäſz der Entstehung, die übrigens im einzelnen unbekannt ist, die Kreuzstreifigkeit ohne Zusammenhang mit der Anordnung und Tätigkeit der Zellen zustande kommen. Biedermann hat auf entsprechende Verhältnisse bei *Phoronis* hingewiesen, bei dem nach Cori die ähnlich strukturierte Röhre ebenfalls nur von bestimmten Stellen des Körpers geliefert wird.[2]) —

Noch verwickelteren Bau als die bisher besprochenen fibrillären Kutikulen bietet der Mantel mancher Seescheiden (Aszidien) dar; bekanntlich wird er aus einer der pflanzlichen Zellulose sehr nahe stehenden Masse, dem Tunicin, gebildet, das entweder durchscheinend und strukturlos oder aber faserig differenziert aussieht. Wenn wir zunächst den letzten Fall bei *Cynthia* betrachten, woselbst F. E. Schulze[3]) die Verhältnisse als erster genau untersucht hat, so ergibt sich folgendes: Die einzelnen Fasern sind, wie schon Schacht bekannt war, positiv einachsig doppelbrechend.

1) Untersuchungen über Strukturen Leipzig 1898. 2) Jedoch kommt nach Selys-Longchamps (Phoronis, Fauna u. Flora des Golfs v. Neapel Bd. XXX, 1907) der Röhre von Phoronis keine fibrilläre Differenzierung zu; sie wird anscheinend von der ganzen Körperoberfläche beim Eingraben der Würmer in den Sand gebildet durch ein Sekret, das den Sand verklebt; das älteste Ende der Röhre ist das obere. 3) Über die Struktur des Tunikatenmantels und sein Verhalten in polarisiertem Licht, Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 12 (1863), S. 175.

F. E. Schulze gibt an, daſz durch die ganze Dicke des Mantels Lagen von Fasern abwechseln, von denen die einen stets der Längsachse des Tieres parallel (also meridional), die andern aber senkrecht dazu (also äquatorial) verlaufen. Auſzerdem biegen häufig Fasern aus einer Schicht nach innen oder auſzen um, die, wie es scheint, in den benachbarten mit rechtwinklig veränderter Richtung fortlaufen. Durch diesen Bau sei es bedingt, daſz man auf Querschnitten durch den Mantel, sowohl senkrecht als parallel zur Längsrichtung des Tieres, Lagen begegne, deren Fasern abwechselnd längs und quer getroffen erscheinen. Ein solcher Querschnitt zeigt nun, diagonal gestellt, zwischen gekreuzten Nicols die längs verlaufenden Fasern hell, die quer getroffenen aber dunkel, also ein Bild, das durchaus der kreuzschichtigen Kutikula der Insekten entspricht (Abb. 115).



v. du Bois-Reymond phot.

Abb. 115. Querschnitt durch den Mantel einer Seescheide (Cynthia papillosa). Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal! Vergr. 40 : 1.

Trotzdem habe ich Zweifel, ob die Erklärung von F. E. Schulze richtig ist; denn nicht nur auf Schnitten längs und quer zur Achse des Tieres, sondern bei beliebigem Verlauf des Querschnittes in der Ebene des Mantels läſzt sich das vorhin beschriebene Bild in polarisiertem Licht (und auch ein entsprechendes in gewöhnlichem) wahrnehmen. Insbesondere habe ich mich an mehreren Stellen des Mantels von *Cynthia papillosa* überzeugt, daſz es auch bei zur Körperachse des Tieres diagonaler Schnittrichtung sichtbar ist, während doch nach der oben gegebenen Schilderung alsdann beiderlei Lagen, die äquatorialen und die meridionalen, unter gleichem Winkel zu ihren Fasern geschnitten wären und daher sowohl im gewöhnlichen als auch im polarisierten Licht gleichmäſzig sich verhalten müſzten. Auch vermiſzt man an Flachschnitten der Haut und einzelnen von der Innenseite abgezogenen Lamellengruppen die regelmäſzige kreuzschichtige Streifung, die für die Kutikula der Gordiiden, Nematoden, Insekten charakteristisch ist. Vielmehr erscheint ein recht verwickeltes Bild mit welligem Faserverlauf, wie man unter stärkeren Objektiven bequem in polarisiertem Licht feststellen kann.

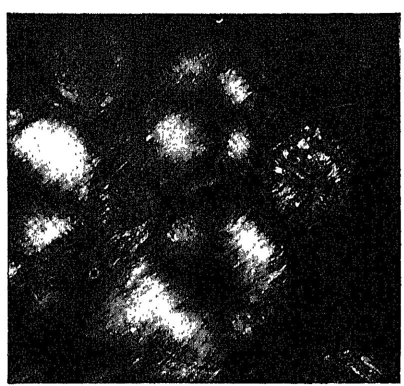
Während bei schwachen Vergröſzerungen benachbarte Lamellen auf dem Querschnitt in gewöhnlichem und auch in polarisiertem Licht sich recht scharf gegeneinander absetzen, stellt man bei stärkeren fest, daſz (wie auch F. E. Schulze erwähnt und in einer prächtigen

Abbildung zwischen gekreuzten Nicols festgehalten hat) aus den längs zur Faserung getroffenen Lagen zahlreiche Fibrillen in die quer dazu durchschnittenen punktierten, übertreten, wodurch die erst erwähnten Schichten am Rand wie gefiedert aussehen. Die punktierten Lamellen zeigen unter starken Vergrößerungen beim Bewegen der Mikrometerschraube wirbelartige Verschiebungen der Faserquerschnitte, die dartun, daß der Faserverlauf sehr verwickelt ist.

Ohne zu behaupten, daß die folgende Annahme allen Einzelheiten in der Anordnung der Fasern gerecht wird, dürfte sie aber doch eine Vorstellung davon geben, wie ungefähr der Faserverlauf sein muß, um die oben mitgeteilte Tatsache zu erklären, daß jeder beliebige Querschnitt in der Ebene des Mantels abwechselnd helle und dunkle Lagen zwischen gekreuzten Nicols darbietet. In aufeinanderfolgenden, sehr dünnen, wesentlich parallelfaserigen Schichten findet eine ganz allmähliche Richtungsänderung des Fibrillenverlaufes statt, sodaß zwei in einem gewissen Abstand von einander befindliche Schichten rechtwinklig gekreuzten Faserverlauf, die dazwischen gelegenen aber alle Übergänge der Kreuzung von 0° bis 90° einhalten. Wiederholt sich ein derartiger Wechsel mehrfach, so muß eine solche Schichtenfolge auf dem Querschnitt — in welcher Richtung der Fläche er auch immer gelegt werden mag — abwechselnd helle und dunkle, allmählich in einander übergehende horizontale Zonen zwischen gekreuzten Nicols in Diagonalstellung darbieten. Die dunklen entsprechen denjenigen Bezirken, innerhalb deren die Lagen vollkommen und einigermaßen quer zur Faserung durchschnitten und also optisch unwirksam sind, die hellen dagegen den genau und annähernd längsgetroffenen, und die dazwischen liegenden Gebiete stellen die allmählichen Übergänge zwischen den beiden genannten Verlaufsrichtungen dar. So wird also im optischen Verhalten eine Gliederung in gröbere Lagen zutage treten müssen, deren jede aus einer Menge von Elementarschichten besteht.

Die Außenseite des Mantels von *Cynthia* trägt senkrecht gestellte Stacheln, die wesentlich längsfaserig sind; sie erscheinen daher auf dem Querschnitt zugleich mit den horizontalen faserigen Lagen hell, aber bei eingeschalteter Gipsplatte in gegensätzlicher Farbe (Abb. 115). Auf Flachschnitten durch die Basis der Stacheln sieht man von allen Seiten her aus den horizontalen Lagen Fasern dem Stachel zuströmen, sodaß in der Stachelbasis ein zur Stachelachse radiärer, aber zugleich zu seiner Spitze ansteigender Faserverlauf herrscht. Daher wird in polarisiertem Licht (Abb. 116) in der Stachelbasis ein dunkles, bezw. unter der Wirkung der Gipsplatte ein positives Kreuz sichtbar.

Die Stärke der Doppelbrechung geht beim Tunikatenmantel mit der Dichtigkeit und Festigkeit seiner Masse Hand in Hand, und die kräftigste Anisotropie kommt Mänteln mit faserigem Aufbau zu. Bei anscheinend strukturlosem Tunicin von gallertiger Konsistenz wie etwa bei *Phallusia* zeigen sich, was F. E. Schulze zuerst beobachtete, an dicken Schnitten um die grofzen mit Flüssigkeit gefüllten Hohlzellen herum negative Kreuze, nach welcher Richtung auch immer der Schnitt durch das Gewebe geführt wird. Der Autor war geneigt, diese Erscheinung mit den zwischen den Hohlzellen gelegenen stern- und spindelförmigen Zellen der Grundmasse in Zusammenhang zu bringen (Abhängigkeit der Lage der optischen Achse vom Verlauf der Fortsätze dieser Zellen). Biedermann aber führt wohl mit Recht die Erscheinungen im Umkreis der Hohlräume auf diese selbst zurück, etwa derart, dafz durch die sich stetig ausdehnenden blasigen Zellen vorher regellos gelagerte Micelle im Tunicin geordnet würden, oder aber schon vor dem Aufblähen dieser Zellen die doppelbrechenden Teilchen in Reihen gestellt wären, die durch die Einlagerung eines kugeligen Körpers auf dessen Oberfläche tangentialen Verlauf annähmen, sodafz diese hypothetischen Fibrillen dasselbe Bild zwischen gekreuzten Nicols darböten, wie an ihrer Stelle bei gewissen Formen sichtbar in der Gallerte vorhandene Tunicinfasern.



Eva du Bois-Reymond phot.
Abb. 116. Flachschnitt durch die Basis der Stacheln auf dem Mantel der Seescheide Cynthia papillosa. Vergr. 40 : 1.

Künstlichen Pleochroismus des Tunicins hat bereits Ambronn (1889) an den Haaren von *Molgula* und dem Stiel von *Boltenia* nachgewiesen. Haare und Längsschnitte durch den Stiel zeigen nach Behandlung mit Chloroform und Zusatz frischer Chlorzinkjodlösung in gewöhnlichem Licht blaugraue Färbung; steht aber in polarisiertem die Länge des Haares senkrecht zur Schwingungsrichtung des Polarisators, dann erscheint das Objekt fast farblos, um 90 ° gedreht, aber dunkelblau, fast schwarz. Es bietet also denselben Pleochroismus dar wie die Zellulosemembranen der Pflanzen, der auf die gleichsinnige Einlagerung kleinster Kriställchen von Jod oder einer optisch ähnlichen Jodverbindung zurückgeführt wird.

Seitdem Ambronn[1]) für Zellulose (hergestellt aus Zelloidin durch Denitrierung mit Ammoniumsulfid) in ähnlicher Weise wie für Gela-

1) Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. 32 (1915), S. 42.

tine (s. S. 211) gezeigt hat, daſz ihren Micellen eine ziemlich starke positive Eigendoppelbrechung zukommt, die bei gedehnten denitrierten Zelloidinstreifen noch von Stäbchendoppelbrechung überlagert wird, kann es bei der nahen Verwandtschaft von Zellulose und Tunicin kaum zweifelhaft sein, daſz auch die Doppelbrechung des letzten auf dem Zusammenwirken von positiver Micellar- und Stäbchendoppelbrechung beruht. Dafür spricht auch, daſz mir eine Verminderung der Stärke der Doppelbrechung durch Imbibition mit stark brechenden Flüssigkeiten am Tunikatenmantel nicht gelang.

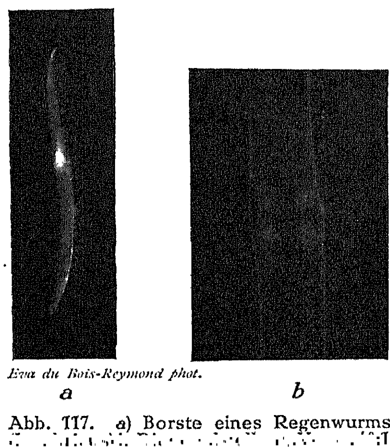
2. BESONDERS GESTALTETE KUTIKULARBILDUNGEN

Aus der Fülle solcher Kutikularbildungen, die einzelnen Zellen oder (bestimmt gelagerten) kleineren Gruppen von solchen ihren Ursprung verdanken, sei zunächst auf das Verhalten der Borsten von Ringelwürmern hingewiesen, deren jede bekanntlich von einer Zelle auf dem Grunde des Borstensäckchens geliefert wird. Bei den Polychäten sind die Borsten ausgesprochen längsfibrillär, löschen demgemäſz gerade aus und erweisen sich als positiv in bezug auf ihre Länge. In verschiedenen Fällen konnte ich (manchmal nur an den proximalen, weichen, jüngsten Enden der Borsten, so bei *Nereis*) nach dem Überführen in Balsam Umkehr des Charakters der Doppelbrechung wahrnehmen, was also (vgl. S. 208f) dartut, daſz hier positive Stäbchendoppelbrechung mit negativer Micellardoppelbrechung zusammengeht. Den Borsten der Oligochaeten, wenigstens des Regenwurms, kommt nach A. Schepotieff[1]) eine etwas schräg zur Achse verlaufende, spiralige oder kreuzstreifige Anordnung der Fibrillen zu (die allerdings der genannte Forscher durch Querwände verbunden sein läſzt, sodaſz er von einem wabigen Bau der Borsten spricht). Solche Borsten zeigen mit ihrer Längsrichtung unter ± 45 das Maximum der Helligkeit (Abb. 117 a) und zwar positiven Charakter in bezug auf die Längsrichtung. Stellt man die Achse einer Borste parallel einer Schwingungsrichtung, so erscheint sie gröſztenteils dunkel; nur ihr verdickter mittlerer Teil, der Nodulus, an welchem die Borste durch eine ringartige Struktur im Epithel festgehalten wird und um welchen Drehpunkt sie hebelartig bewegt werden kann, zeigt öfter ein zart angedeutetes negatives Kreuz, das wohl auf den geschilderten Verlauf der Fibrillen zurückzuführen ist (Abb. 117 b).

Sehr hübsche Bilder gewährt auch die chitinöse Reibzunge (Radula) von Schnecken, deren einzelne Zähne in der Radulatasche

1) Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chätopoden und Brachiopoden, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74 (1903), S. 656.

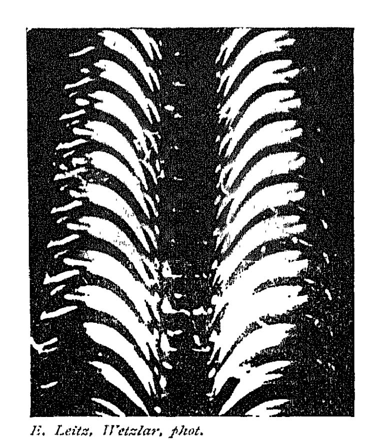
von besonders geordneten Zellgruppen geliefert werden. Die Zähne erweisen sich als positiv in bezug auf ihre Längsachse und zeigen bei starker Krümmung ungleichmäßzige Auslöschung bezw. gegensätzliche Interferenzfarben in ihren verschiedenen Abschnitten. Bei der in Balsam eingeschlossenen Radula einer Schwimmschnecke (Abb. 118) konnte ich an den jüngsten, offenbar noch besser für Balsam durch-



Eva du Bois-Reymond phot.

a *b*

Abb. 117. *a*) Borste eines Regenwurms [illegible]



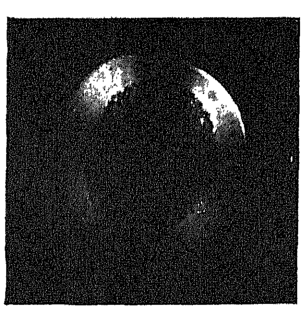
E. Leitz, Wetzlar, phot.

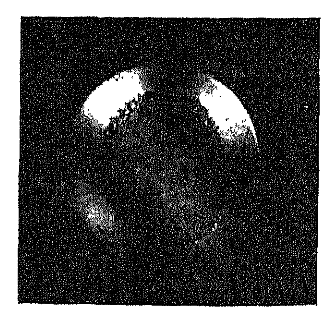
Abb. 118. Reibzunge (Radula) einer Schwimmschnecke (Pterotrachea) Vergr. 10:1.

dringbaren Zähnen die Umkehr des Charakters der Doppelbrechung verbunden mit anomalen Interferenzfarben beobachten.

Die Linsen, wie sie in den Augen der Schnecken und Tintenfische als Ausscheidung (bestimmter Zellen) des von dem äußzeren Körperepithel herrührenden Augenbechers entstehen, geben meist negative Sphäritenkreuze zwischen gekreuzten Nicols. Valentin (1861 a. a. O. S. 176) hat bereits die Erscheinungen an den Linsen des Tintenfisches *(Loligo)* beschrieben, die sich gemäßz ihrer Zusammensetzung aus einer kleineren vorderen und größzeren hinteren Kalotte je nach den benutzten Stücken in polarisiertem Licht verschieden verhalten, übrigens meist erst dann Doppelbrechung erkennen lassen, wenn die Objekte längere Zeit in Weingeist aufgehoben und aufgehellt sind. Ein Schnitt, parallel der Augenachse geführt, wird von einem dunklen Kreuz durchsetzt, das sich beim Übergang in die Diagonalstellung öffnet. Bei einem Schnitt senkrecht zur Augenachse dagegen, mag er der vorderen oder hinteren Linsenkalotte entnommen sein, bleibt das Kreuz beim Drehen des Objekttisches wesentlich unverändert.

Verhältnisse von entsprechender Art fand ich bei der (konservierten) Linse der Schwimmschnecke *Pterotrachea;* sie ist von länglich-rundlicher Gestalt, wobei die lange Achse des Ellipsoids der Augenachse entspricht. Die Linse gibt vor allem in ihrer Oberflächenschicht deutlich ein p o s i t i v e s Sphäritenkreuz, das regelmäſzig ausgebildet ist, wenn die Ellipsoidachsen den Schwingungsrichtungen parallel gehen (Abb. 119 a); in Diagonalstellung aber öffnet sich das dunkle Kreuz in der Mitte (Abb. 119 b).





Eva du Bois-Reymond phot.

a *b*

Abb. 119. Linse aus dem Auge einer Schwimmschnecke (Pterotrachea) *a*) große Achse der ellipsoidalen Linse parallel den Schwingungsrichtungen der Nicols, *b*) diagonal dazu. Vergr. 80:1.

V a l e n t i n berichtet dagegen, daſz die in Glyzerin aufbewahrten kutikularen Linsen („Hornhäute") der Augen auf dem Rückenschild des europäischen S k o r p i o n s in Flächenansicht verhältnismäſzig n e g a t i v e Quadranten zeigten.

ANHANG

SPONGIN UND CORNEIN.

Das aus Spongin bestehende Gerüst der Hornschwämme und die aus einer ähnlichen Masse gebildeten Skelettachse der Gorgoniden (Cornein) und Antipatharier können nur mit einer gewissen Einschränkung den Kutikularbildungen zugezählt werden.

Das Skelett der H o r n s c h w ä m m e wird bekanntlich gewöhnlich aus einem zusammenhängenden, den Körper durchsetzenden, bald weiter bald enger maschigen Gerüstwerk von drehrunden Fasern gebildet, deren Masse, S p o n g i n, fest, elastisch biegsam, von hornähnlichem Aussehen, aber chemisch durchaus eigenartiger Beschaffenheit ist. Dickere Hornfasern lassen einen lamellösen Aufbau aus konzentrischen Schichten und bisweilen auch eine Differenzierung in R i n d e und einen dicken A c h s e n s t r a n g bezw. dünneren -f a d e n erkennen. Nach den Untersuchungen von B ü t s c h l i [1]) und S u k a t s c h o f f [2]) an *Hircinia* kommt den Lamellen eine feinere Struktur zu, die von den genannten Forschern als eine kreuzstreifige

1) Untersuchungen über Strukturen, Leipzig 1898. 2) Über den feineren Bau einiger Kutikulae und der Sponginfasern, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66 (1899), S. 377.

Wabenanordnung gedeutet wird. Doch erwähnt B i e d e r m a n n,[1]) daſz er sich bei den Fasern von *Hircinia* mit Sicherheit davon überzeugt habe, daſz die sich kreuzenden Streifensysteme nicht in einer Ebene liegen, sondern verschiedenen Schichten angehören, und auch v. E b n e r[2]) gab an, daſz in Alkohol zerzupfte Schwammfasern eine Zusammensetzung aus schräg gekreuzten Fibrillen zeigen. Es sei noch erwähnt, daſz Spongin auch neben Kieselnadeln im gleichen Schwamm auftreten kann, indem die Nadeln entweder nur durch eine spärliche Menge desselben verkittet sind wie bei unseren Süſzwasserschwämmen *(Spongilla)* oder in ein Spongingerüstwerk völlig eingebettet erscheinen, Umstände, die auf eine innige Verwandschaft der Hornschwämme mit den Silicispongien hinweisen. Die Entwicklung der Sponginfasern vollzieht sich im Innern des Schwammkörpers, indem mesenchymatische Zellen (Spongoblasten) sich ähnlich wie die Osteoblasten bei der Knochenbildung an einander legen und das Spongin wie eine Kutikula absondern (F. E. S c h u l z e). Da sich die Mesenchymzellen bei den Schwämmen vom Ektodern herleiten, so vermittelt diese Art ihrer sekretorischen Tätigkeit den Übergang zu echten Kutikularbildungen, und damit erscheinen mir auch die in neuerer Zeit geäuſzerten Zweifel an der mesenchymatischen Natur der Spongoblasten (vgl. bei B i e d e r m a n n a. a. O., S. 606) von untergeordneter Bedeutung zu sein.

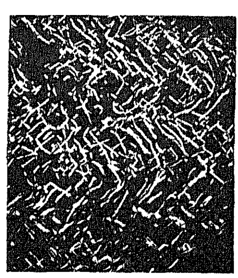
v. E b n e r[3]) fand das Spongin bei *Euspongia, Cacospongia* und *Darwinella* deutlich doppelbrechend, derart, daſz die kürzeste Achse des Elastizitätsellipsoids senkrecht zur Oberfläche der Skeletteile beziehungsweise der Schichten derselben orientiert ist. In der Regel schienen ihm die Hornskelette o p t i s c h z w e i a c h s i g zu sein und nur die sechsstrahligen Sterne von *Darwinella aurea* vielleicht negativ einachsig. Vom Standpunkt der Spannungshypothese ergab sich ihm daraus, daſz bei der Bildung der Hornskelette ein Druck senkrecht zu ihrer Oberfläche vorherrsche, was mit der Schichtung und sukzessiven Auflagerung von Substanzen durch die Spongoblasten wohl vereinbar wäre.

Nach den späteren Befunden über den fibrillären Aufbau des Spongins (s. o.) wird man wohl in seinen Fasern den morphologischen Träger der Doppelbrechung zu erblicken haben und würde dann, wenn man wie gewöhnlich den optischen Charakter auf die Faserachse bezieht, sie als positiv ansprechen.

1) Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen, Handb. vgl. Physiol., herausg. v. W i n t e r s t e i n, Bd. III, 1914 Jena. 2) Sitzber. Akad. Wiss. Wien 1894, Math.-naturw. Kl. Bd. 103, Abt. III. 3) Über den feineren Bau der Skelettheile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt, Sitzber. Akad. Wiss. Wien 1887, Math. naturw. Kl. Bd. 95, I. Abt. S. 55.

v. Ebner (a. a. O.) hat bereits festgestellt, daſz Sponginfasern des Badeschwammes (durch Karbolsäure) eine Umkehr des Charakters der Doppelbrechung erleiden; ich kann das nach Versuchen bei *Hircinia* mit Salicylaldehyd bestätigen. Wir werden daher wie bei anderen tierischen Fibrillen auch bei den Sponginfasern ein Zusammenwirken von positiver Stäbchendoppelbrechung mit negativer Micellardoppelbrechung annehmen dürfen.

Schnitte durch das Horngerüst z. B. vom Badeschwamm *(Euspongia)* geben bei der regelmäſzigen Form der Maschen sehr zierliche Bilder (Abb. 120). Geradlinige Balken des Gerüstes löschen parallel ihrer Länge aus und erscheinen unter ± 45° maximal hell; der optische Charakter ist positiv in bezug auf die Faserachse. Bei einigermaſzen rechteckiger Form der Netzmaschen zeigen also die sich durchkreuzenden Faserzüge entgegengesetzte Farben. Dort, wo zwei oder mehr Äste des Gerüstes ineinander übergehen, treten Auslöschstreifen auf, die je nach der Zahl und dem Winkel der vereinigten Äste, beim Drehen des Objekttisches wandernd, verschiedenartige Figuren liefern. Querschnitte der Hornfasern verhalten sich nicht neutral, sondern zeigen ein dunkles Kreuz mit aufgehellten Quadranten; seinen Charakter konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. In Sponginfasern, die eingebettete Kieselnadeln enthalten und zwischen gekreuzten Nicols auf maximale Helligkeit gestellt werden, treten diese, weil isotrop, durch ihr Dunkelbleiben kontrastierend hervor. —



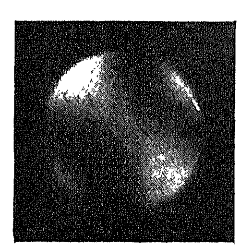
Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 120. Horngerüst eines Badeschwammes (Euspongia). Vergr. 8 : 1.

Schon früher (s. S. 115) haben wir einmal flüchtig der organischen Achsen der Gorgoniden (den Oktokorallen zugehörig) gedacht, deren jodreiche Masse als Cornein bezeichnet wird. Die hornigen Achsen werden von einem im frischen Zustand flüssigkeitführenden Zentralstrang durchsetzt, der im trockenen Luft enthält und in den einzelnen Ästen der verschiedenen Ordnung selbständig, d. h. gegen die gröſzeren Äste bezw. gegen den Hauptstamm abgeschlossen ist. Die Rinde weist im einfachsten Falle — der hier allein betrachtet werden soll — auf dem Querschnitt eine konzentrische Streifung, einen Aufbau aus Lamellen auf, die öfter mehr oder minder deutlich faserig sind. Kölliker,[1]) dem ich diese Angaben entnehme, fand alle von ihm untersuchten hornigen Achsen der Gorgoniden einfachbrechend; sie gaben in polarisiertem Licht keine Farben.

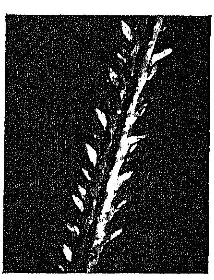
1) Icones histologicae II. Abt. Leipzig 1865.

Dem gegenüber finde ich nun sowohl die getrockneten Achsen von *Gorgonia aurantiaca* als auch die von Alkoholmaterial entnommenen von *Gorgonia verrucosa* deutlich doppelbrechend und zwar löschen sie längs aus und erweisen sich als positiv in bezug auf diese Richtung. Ein Querschliff durch die Achse von *Plexaura antipathes* (kalkfreie Stelle) erschien orthoskopisch im wesentlichen unter allen Azimuten neutral, nur die unmittelbar an den Zentralkanal angrenzenden Abschnitte ergaben ein negatives Sphäritenkreuz. Konoskopisch untersucht zeigt der Querschliff ein zweiachsiges Interferenzbild (Abb. 121), dessen optischer Charakter bei der starken gelblichen Eigenfarbe des Schliffes im konvergenten Licht nicht sicher festzustellen war, aber gemäß dem bereits Mitgeteilten als positiv gelten muß. Die Lage der Achsenebene ändert sich von Stelle zu Stelle; sie steht radial auf dem Querschliff. Die Achse von *Gorgonia verrucosa* (Alkoholmaterial) zeigte bei Durchtränken mit Salizylaldehyd Umkehr des Charakters der Doppelbrechung.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 121. Achsenbild eines Querschliffes durch die hornige Achse einer Rindenkoralle (Plexaura antipathes).



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 122. Zweigstück einer Hornkorralle (Antipathes myriophylla). Vergr. 30 : 1.

Die Achsen der Antipatharier (zu den Hexakorallen gehörig) ähneln in der äußeren Erscheinung etwas denen der Gorgoniden, unterscheiden sich aber durch den Besatz mit dornartigen Fortsätzen (Abb. 122), die sich in das Innere der ebenfalls lamellös geschichteten und längs faserig differenzierten Rinde fortsetzen und zum Teil bis zum Zentralstrang reichen. Nach Kölliker ist die Achsensubstanz der Gattung *Antipathes* doppelbrechend und zeigt bei gewissen Arten in Längsansicht im polarisierten Licht wundervolle Farben. Auch ich finde die Achse von *Antipathes cupressus* und *myriophylla* (Abb. 122) stark doppelbrechend, mehr aber noch die von *Cirripathes*. An dünnen Ästchen der erstgenannten Formen stellt man leicht fest, daß die Masse des Zweiges selbst längs auslöscht und sich als positiv in bezug auf die Längsachse erweist. Die Dornen, welche beim Wachstum von den Lamellen überkleidet werden, verhalten sich im ganzen positiv in bezug auf ihre eigene Längsachse und ergeben je nach ihrer Gestalt und dem Winkel, unter dem sie vom Zweig abgehen, verschiedene Bilder. Stellt man z. B. bei *Antipathes myriophylla*, bei der die Dornen fast senkrecht zum Stamm stehen, diesen letzten einer Schwingungsrichtung der Nicols parallel und also auf Aus-

löschung, so zeigen die Dornen in ihrer einen Längshälfte steigende, in der anderen aber sinkende Farbe bei eingeschobener Gipsplatte.

Ein Querschliff durch die Achse von *Antipathes myriophylla* erschien (im Gegensatz zu dem oben von einer Gorgonarierachse — *Plexaura* — Gesagten) hell aufleuchtend, aber von einem schattigen, den Schwingungsrichtungen der Nicols entsprechenden Kreuz durchsetzt; bei eingelegter Gipsplatte boten die Lamellen in den positiven Quadranten sinkende, in den negativen steigende Farben dar, die Stacheln aber, welche die konzentrische Schichtung vom Zentralkanal ausgehend allseits durchbrechen, eine zu ihrem Quadranten gegensätzliche Farbe. Diese Erscheinung erklärt sich daraus, daſz, wie bereits Kölliker hervorhebt, die Lamellen der Stacheln einen ganz anders gerichteten Verlauf haben wie die der übrigen Achse: die Stacheln erscheinen wie aus übereinander gesteckten Düten aufgebaut, deren Spitze distal weist. Die lamellöse Grundmasse zeigte auf dem Querschliff konoskopisch ein deutlich zweiachsiges und zwar gemäſz der Wirkung auf die Gipsplatte positives Interferenzbild; die Achsenebene steht radial.

Die stärkste Doppelbrechung unter den mir zugänglichen Antipathariern beobachtete ich bei *Cirripathes anguina*. Längsschliffe durch den unverzweigten Stamm gaben keine vollkommene Auslöschung in Orthogonalstellung, in Diagonalstellung prachtvolle Interferenzfarben; die im Längsschnitt quer getroffenen Dornen zeigten negative Sphäritenkreuze, was gemäſz dem über ihren Aufbau vorhin Gesagten verständlich ist. Querschliffe boten dieselben Erscheinungen wie bei *Antipathes myriophylla* dar, d. h. ein dunkles bezw. negatives Kreuz, entgegengesetzte Farbe der Dornen zu ihren Quadranten und konoskopisch sehr deutlich ein positiv zweiachsiges Interferenzbild mit radialer Stellung der Achsenebene.

Eine Umkehr der Doppelbrechung ist mir bei der Skelettmasse der Antipatharier nicht gelungen, was aber vielleicht damit zusammenhängt, daſz mir nur trockenes, schwer durchtränkbares Material zur Verfügung stand.

ABSCHNITT III

MIT KALK IMPRÄGNIERTE KUTIKULARBILDUNGEN

Obwohl auch rein aus organischer Masse bestehende Kutikularbildungen erhebliche Festigkeit erlangen können, sehen wir doch vielfach z. B. bei Krebsen, Tausendfüſzern (Myriapoden), Moostierchen (Bryozoen) die Härte des chitinösen Hautskeletts durch Einlagerung von Kalk noch ganz erheblich gesteigert. Bei dünnen Kutikulen verrät sich das

auch durch eine auffallende Brüchigkeit; dicke und stark verkalkte Kutikulen können so steinhart werden, und dann äußerlich an jene Kutikularbildungen erinnern, bei denen Struktur und Doppelbrechung auf der Anwesenheit kristallinischen Kalkes beruht. Von diesen unterscheiden sie sich aber dadurch, daß Kalk und organische Substanz nicht zugleich abgeschieden werden, sondern daß zuerst die Kutikula aus organischer Masse strukturell durchaus fertig gestellt und dann erst nachträglich mit Kalk imprägniert wird. Diese Imprägnation hat man sich derart vorzustellen, daß die Kalksalze in die zunächst noch weichere Kutikula in gelöster Form eindringen und dann abgeschieden werden. Die Struktur wird also nicht wie bei jener früher besprochenen Gruppe durch die Kristallisationsvorgänge des Kalkes erzeugt.

Im übrigen erscheint der eingelagerte Kalk in sehr verschiedener Form, entweder in regelloser molekularer Verteilung (wenn nicht gar lockerer Bindung an die organische Substanz) in amorphem d. h. nicht doppelbrechendem Zustand; oder aber er fällt kristallinisch aus. Erreichen die Kristalle eine gewisse Größe, wie in der Schale mancher Muschelkrebse, so ergeben sich Übergänge zu den kristallinischen Kutikularbildungen, indem nämlich die Kristalle offenbar in noch sehr weichem Chitin zur Abscheidung kommen und so einen gewissen Einfluß auf seine Gestaltung erlangen. Wenn nun zugleich wie bei manchen Moostierchen der Kalk an Masse so sehr überwiegt, daß nach der Entkalkung ein nur wenig widerstandsfähiges Gerüst aus organischer Substanz übrig bleibt, und zugleich auch die Stadien der unverkalkten Anlage und der nachträglichen Imprägnierung nicht immer scharf zu trennen sind, dann können Zweifel entstehen, ob solche Gebilde in der einen oder anderen Gruppe unterzubringen sind, und in solchen Fällen wurden dann auch für die Einreihung bestimmter Objekte in den folgenden Abschnitt andere Gründe z. B. systematische Stellung mit in Betracht gezogen. Es gilt eben: natura non facit saltus.

1. PANZER DER DEKAPODEN

Im Panzer der zehnfüßigen Krebse (Dekapoden) liegt der Kalk neben einem nicht unbeträchtlichen Anteil von Calciumphosphat (6—7 %) als kohlensaurer Kalk, aber nicht etwa als Aragonit oder Calcit, sondern in amorpher, einfachbrechender Form vor, wie durch die Untersuchungen von Kelly,[1] Bütschli[2] und

1) Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidung im Tierreich, Jen. Zeitschr. Bd. 35 (1901), S. 429. 2) Untersuchungen über organische Kalkgebilde usw., Abhandl. Ges. Wiss. Göttingen, math. phys. Kl. Bd. 6 (1908).

Biedermann[1]) dargetan wird, und bleibt also ohne Einfluß auf die doppelbrechenden Eigenschaften des Panzers. Die Besonderheit des amorphen Kalkes prägt sich, abgesehen von dem eben erwähnten optischen Verhalten unter anderem darin aus, daß er sich bei Berührung mit Wasser rasch in kristallinischen Kalk umwandelt. Wenn man z. B. nach Bütschli und Biedermann von frischen Scheren des Hummers oder Flußkrebses abgefeilte oder abgeschabte Teilchen in Wasser bringt, so kann man außer den Chitintrümmern zahllose zwischen gekreuzten Nicols hell aufleuchtende Körperchen beobachten. Diese Gebilde haben Tränenform oder durch Verwachsung von zweien doppelkegelartige Gestalt und sind von Bütschli als Calcit angesprochen worden. Nach längerer Wasserbehandlung treten nach Bütschli (auch beim Panzer vom *Julus* und *Gammarus* beobachtet) schöne sphäritische Bildungen auf. Außerdem entstehen bei niederer Temperatur wohl ausgebildete stark doppelbrechende größere Kristalle von monoklinem Habitus, die von Bütschli als wasserhaltiger kohlensaurer Kalk ($Ca\ Co_3 + 6\ H_2\ O$) erkannt wurden. Wie nach Bütschli beim Behandeln von Panzerstücken vom Flußkrebs und *Julus* mit konzentrierten Lösungen von $K_2\ CO_3$ (oder $Na_2\ CO_3$), so bilden sich auch nach Biedermann beim Zusammenbringen gut ausgebildeter Panzerkristalle mit verdünnter Kalilauge das schon an anderer Stelle erwähnte Doppelsalz $3K_2CO_3 + 2CaCO_3 + 6H_2O$.

Allerdings hat es auch nicht an Angaben gefehlt, daß der Kalk im Dekapodenpanzer in kristallinischer Form vorkomme. So führt, abgesehen von älteren Mitteilungen Kelly an, beim Hummer und beim Taschenkrebs sei der Kalk kristallinisch (Calcit) im Gegensatz zu seinem amorphen Zustand beim Flußkrebs *(Astacus)* und Heuschrekkenkrebs *(Squilla)*. In solchen Fällen handelt es sich aber beim Dekapodenpanzer wahrscheinlich um ein nachträgliches Umkristallisieren des Kalkes innerhalb der Schale, das sich auch zu Lebzeiten des Tieres vollziehen kann. So fand Biedermann z. B. beim Hummer die äußerste Schicht des frischen Panzers wie gepflastert mit einer zusammenhängenden Lage schön entwickelter ziemlich großer Sphäriten die ganz dicht zusammenschlossen und in polarisiertem Licht Kreuze zeigten. Denselben Befund bot ein Präparat von einer Garneele dar. Es gilt dem genannten Forscher als nicht unwahrscheinlich, daß es sich hier um eine Wechselwirkung des umgebenden Wassers mit der Oberflächenschicht handelt. Daß selbst in

1) Über den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer, Biol. Zentralbl. Bd. 21 (1901) S. 343, vgl. auch die zusammenfassende Darstellung desselben Autors im Handb. der vergl. Physiol. Bd. 3 (1914).

Schliffen durch den Dekapodenpanzer, die in geschmolzenen Kanadabalsam eingebettet wurden, sich die Umwandlung des amorphen in kristallinischem Kalk vollziehen kann, beobachtete Bütschli.

Trotz zahlreicher Untersuchungen über den feineren Bau des Dekapodenpanzers [1]) läßt sich noch immer nicht behaupten, daß seine Struktur vollkommen befriedigend geklärt sei, was sowohl mit der Feinheit der chitinösen Fibrillen als auch mit ihrer verwickelten Anordnung zusammenhängt.

Sieht man von der Darstellung Bütschlis ab, daß der Panzer einen wabigen Bau besitzt, eine Auffassung, die weder von früheren noch von späteren Untersuchern geteilt wurde, so erscheint auch hier die Kutikula in ihrer Hauptmasse fibrillär gebaut und zwar sind horizontale und vertikale Fibrillenstrukturen miteinander kombiniert. Tullberg glaubte, daß der (Hummer-) Panzer einzig vertikal zu seiner Fläche verlaufende Fibrillen enthalte, die durch eine Aufspaltung der distalen Enden der Matrixzellen entstünden und durch eine, zwar horizontal geschichtete, aber im übrigen homogene Grundmasse verbunden seien. Nathusius von Königsborn und Biedermann insbesondere haben nachdrücklich darauf hingewiesen, daß dem Dekapodenpanzer so gut wie zahlreichen anderen Kutikulen auch horizontale fibrillär differenzierte Lagen eigentümlich sind. Die Existenz der letzten wird nur — vor allem im unentkalkten Panzer — durch die überwiegend hervortretenden vertikalen Strukturen verdeckt. Diese erscheinen nämlich im Querschliff des getrockneten kalkhaltigen Panzers als dicht beieinander stehende luftgefüllte Kanälchen („Porenkanälchen"), die anscheinend eine besondere Wand besitzen. Der Inhalt dieser Kanälchen ist gemäß der Lufterfüllung unverkalkt oder mindestens weniger verkalkt). [2])

Man pflegt am Dekapodenpanzer eine gewisse Anzahl horizontaler

1) Die wichtigsten Arbeiten sind: W. v. Nathusius-Königsborn, Untersuchungen über nicht celluläre Organismen, Berlin 1877; T. Tullberg, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschale, Svenska. Vet.-Akad. Handlingar Bd. 19 (1882); A. N. Vitzou, Recherches sur la strukture et la formation des téguments chez les crustacées décapodes, Arch. d. zool. exp., Vol. 10 (1882), S. 451; O. Bütschli, Untersuchungen über Strukturen, Leipzig 1898; W. Biedermann, Geformte Sekrete, Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 2 (1905), S. 395; vergl. auch von demselben Physiol. der Stütz- und Skelettsubstanzen, Handb. vergl. Physiol. Bd. 3 (1914), ferner Sekretion und Sekrete, Pflügers Arch. Bd. 167 (1917) S. 1; W. Hass, Über die Struktur des Chitins bei Arthropoden, Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. 1916, S. 295.

2) Tullberg will zwar eine Identität von Kanälchen und vertikalen Fasern nicht zugeben; doch ist gemäß den übrigen Autoren und auch nach meinen eigenen Beobachtungen (beim Taschenkrebs) daran nicht zu zweifeln.

Schichten zu unterscheiden, oberflächlich den sehr dünnen Grenzsaum, darunter folgend die schmächtige Außenlage, weiter eine dickere gefärbte Pigmentlage und als umfangreichste Bestandteile die gröber lamellierte Hauptlage und die feiner geschichtete Innenlage. Der letzte Untersucher Haß stimmt in allen wesentlichen Punkten Biedermann zu: die Kutikula der Dekapoden ist, abgesehen von der äußersten nicht chitinigen Grenzmembran, durchgehend aus Lamellen aufgebaut, deren Dicke zwar wechselt, deren grundsätzliche Struktur aber stets die gleiche bleibt. Sie bestehen aus Fibrillen, die zu Bündeln zusammengefaßt sind, welche ihrerseits durch eine besondere Kittmasse (Zwischensubstanz) vereinigt werden. In der Flächenansicht einer Lamelle sieht man die Bündel („Balken") auseinanderweichen und sich wieder vereinigen; die so entstehenden Spalten sind von der Zwischensubstanz erfüllt, und in ihr befinden sich die vertikalen Strukturen, die Porenkanälchen. Stellenweise konnten Biedermann und Haß beim Flußkrebs (was übrigens in der Pigmentlage stets der Fall ist) in den Lamellen der Hauptlage auch die Abdrücke der Chitinbildungszellen erkennen, und es ergab sich dabei, daß ihre Umrisse von Porenkanälchen freibleiben, also die Kanälchen in bestimmter Weise den Zellen zugeordnet sind; das stimmt mit den obigen Angaben von Tullberg vorzüglich überein, wie denn auch Haß die Porenkanälchen als Reste der von den Hypodermiszellen ausgesandten Fortsätze betrachtet. Die Porenkanäle verlaufen, was zuerst von Bütschli erkannt, schraubenförmig gewunden: auf Flächenschliffen rotiert bei Veränderung der Einstellung das Durchschnittsbild des Kanälchens um die Achse seiner Schraubenwindungen, während auf dem Querschnitt der Kutikula die spiralige Drehung als leichte wellige Schlängelung erscheint, die in benachbarten Kanälchen gleichmäßig erfolgt und daher den Eindruck der horizontalen Lagen verstärkt. Von diesen Schraubenwindungen verschieden erscheint mir das von Biedermann für die Flächenansicht abgezogener Lamellen beschriebene Phänomen, das ich für den Taschenkrebs bestätigen kann: bei langsamem Senken des Tubus drehen sich nämlich die Spalten, in denen die Querschnitte der Porenkanälchen sichtbar sind, um Achsen, die senkrecht auf der Fläche des Präparates durch ihren Mittelpunkt verlaufen. Biedermann führt das auf die kreuzweise sich ändernde Lagerung der Spalten in den verschiedenen horizontalen Lagen zurück. Da diese Drehung der Spalten (gelegentlich konnte ich sie bis zu einem Betrag von fast 360° verfolgen) selbst unter den stärksten Vergrößerungen ganz kontinuierlich erfolgt, so muß man annehmen, daß die Fibrillenrichtung in minimal dünnen Schichten, also bereits innerhalb einer der auf dem Querschnitt sichtbaren horizontalen La-

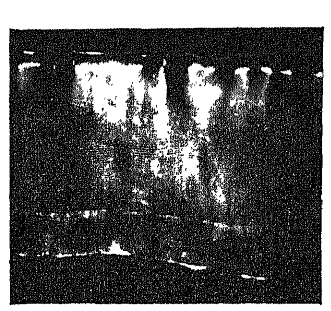
mellen, und zwar g a n z a l l m ä h l i c h (nicht sprungweise etwa um 90 °) sich ändert.

Jedenfalls ist der Fibrillenverlauf — ganz abgesehen von den vertikalen Porenkanälen — entschieden verwickelter als in den Flügeldekken der Käfer. Zwar handelt es sich nach B i e d e r m a n n auch hier um annähernd rechtwinklige Kreuzung der Faserung in benachbarten Lamellen; aber an einer anderen Stelle bemerkt derselbe Autor, daſz die Fasern nicht nur in benachbarten Lamellen unter verschiedenem Winkel gekreuzt seien, sondern auch in derselben Lamelle die Richtung ändern, z. B. sehr häufig bogenförmig verlaufen. Auch H a ſz erwähnt ähnliche Erscheinungen. Ebenfalls B ü t s c h l i hat auf Flächenschliffen diese eigentümlichen B o g e n s y s t e m e beobachtet und war zunächst geneigt, diesen Eindruck durch schiefe Schnittführung zu erklären; doch überzeugte er sich, daſz diese Strukturverhältnisse auch auf dem reinen Flächenschnitt und zwar in gleicher Weise auch in der Pigmentlage existieren (vgl. Abb. I Tafel 27 bei B ü t s c h l i, Untersuchungen über Strukturen, Atlas). Wie bei den Käferflügeldecken so gibt B i e d e r m a n n auch hier an, daſz bei richtig gewählter Schnittrichtung auf dem Querschnitt abwechselnd helle längsstreifige und dunkle punktierte Lamellen sichtbar seien. Indessen kommt es, wie auch diesem Forscher wohl bekannt, bei den Krebsen zu einem reichlichen Faseraustausch zwischen benachbarten Lamellen, wovon auch ich mich am Panzer des Taschenkrebses überzeugte. Die Verhältnisse scheinen mir einigermaſzen so wie bei *Cynthia* (s. S. 237—238) zu liegen, indem die Schichten nicht wie in der Hauptlage der Flügeldecken der Käfer scharf gegeneinander begrenzt sind, sondern zahllose Fasern aus einer Schicht in die andere übertreten, sodaſz die längsfaserigen Lagen am Rande wie gefiedert aussehen, wenn auch nicht so deutlich wie dort.[1])

Die polarisationsoptischen Erscheinungen am Panzer der Dekapoden sind zuerst von B ü t s c h l i[2]) beschrieben worden und zwar ist nach ihm das Verhalten nicht entkalkter und entkalkter Querschliffe beim Krebspanzer ganz gleich, sodaſz die vorhandene Doppelbrechung nur vom Chitin herrührt.[3])

1) H a ß möchte zwar diese Tatsache nur als Anschein hinstellen, weil damit nicht in Übereinklang stände, daß die Lamellen ohne große Mühe sich isolieren lassen und keine Verletzungen aufweisen, wie sie bei dem Herausreißen aus ihrem Verbande entstehen müßten. 2) Untersuchungen über organische Kalkgebilde a. a. O. S. 20. 3) Der genannte Forscher gibt folgendes an. Die Außenlage erscheint optisch positiv, d. h. so als wenn die Sc[illegible] des [illegible]sameren Strahles auf ihr senkrecht steht. Die darunte[illegible] nur sehr wenig doppelbrechend; sie verändert das [illegible] fast gar nicht; dagegen sind die dichteren Grenzregionen der Schichten der Hauptlage ziemlich stark doppelbrechend, jedoch von umgekehrtem Charakter wie die Außenlage also negativ. Die zwischen ihnen liegenden mittleren Partieen der Schichten dagegen

Biedermann findet wie in der Struktur so auch im optischen Verhalten des Krebspanzers ganz entsprechende Verhältnisse wieder wie bei der Insektenkutikula mit fibrillärer Schichtung. Zwischen gekreuzten Nicols bleiben nach ihm die punktierten Schichten des Querschnitts unter allen Azimuten dunkel, die streifigen dagegen leuchten in Diagonalstellung hell auf. Indessen trifft das nach Biedermann nicht immer zu, da zahlreiche Fibrillen aus jeder einzelnen Schicht in die benachbarten abbiegen und dadurch Unregelmäßzigkeiten im Faserverlauf bedingt werden. In Flächenansicht erscheinen nur die feinsten durch Abziehen gewonnenen Lamellen gleichmäßzig schwach doppelbrechend; liegen mehrere übereinander, so bemerkt man nach dem genannten Autor nur eine ziemlich ungleichmäßzige Aufhellung. Auch bei den Krebsen erwähnt Biedermann konzentrische Systeme von Chitinlamellen um Zapfen herum, welche die Schichten senkrecht durchsetzen und (in Flächenansicht) in polarisiertem Licht von einem dunklen Kreuz durchzogen werden.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

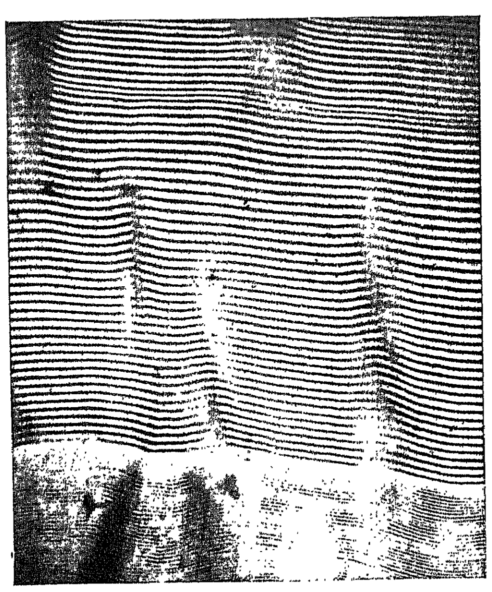
Abb. 123. Querschnitt durch den entkalkten Panzer eines Taschenkrebses (Cancer pagurus). Außenlage helle Grenzlinie, Pigmentlage dunkel, darunter die mächtige Hauptlage und die Innenlage hell. Schwingungsrichtungen d. Nicols diagonal. Vergr. 10:1.

Auf die bedeutungsvollen Untersuchungen von Möhring am Hummerpanzer wurde bereits hingewiesen (vgl. S. 209).

Meine eigenen Erfahrungen erstrecken sich auf den Panzer des großzen Taschenkrebses *(Cancer pagurus)*, der bereits von verschiedenen Forschern (Carpenter, Nath. von Königsborn, Vitzou) auf seine Struktur untersucht worden ist und die Schichten erkennen läßzt, die auch beim Hummer und Flußzkrebs sich vorfinden, so vor allem die geschichteten Lagen: außzen die dünne

sind sehr schwach doppelbrechend; wenn sie jedoch Farbe geben, so erweisen sie sich als positiv wie die Außenlage. Die optische Verschiedenheit dieser abwechselnden Schichten beruht jedoch nach Bütschli wahrscheinlich nur auf ihrer Struktur, die in der Grenzs[illegible] wabig ist, in den dazwischen liegenden Partien dagegen [illegible] nun die Richtung der Faserung gemäß diesem Forscher auf Zugwirkung beruhen dürfte, und kolloidale Substanzen in der Richtung des Zuges positiv doppelbrechend werden, so erklärt er den Wechsel des optischen Verhaltens der Schichten in dieser Weise. Die Innenlage endlich ist schwach doppelbrechend und, soweit feststellbar, negativ. Auf Flachschliffen bemerkte Bütschli bei exakter Führung überhaupt keine Doppelbrechung, was ja auch bei einachsig optischer Entwicklung begreiflich sei; jedoch bedürfe dieser Gegenstand einer genaueren Untersuchung. D[illegible] ist im ganzen schwach nach Bütschli, da das Rot erster O[illegible] plättchens nicht über Blau II. O. (hier steht bei Bütschli anscheinend versehentlich, sicher aber im Gegensatz zu der sonst üblichen Abteilung der Ordnungen Blau I. O.) erhöht oder unter Gelb I. O. erniedrigt wird.

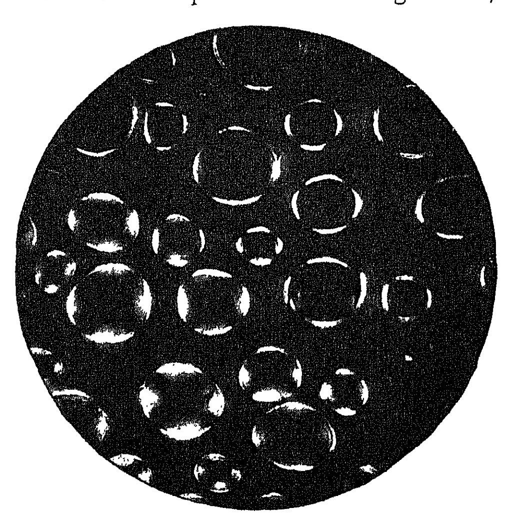
Pigmentlage, dann die mächtige Hauptlage und die feiner lamellierte Innenlage (vgl. Abb. 123), denen allein wir im Folgenden unsere Aufmerksamkeit schenken. Querschnitte durch den entkalkten Panzer ergeben zwischen gekreuzten Nicols folgendes. In Orthogonalstellung herrscht maximale, wenn auch nicht völlige Dunkelheit; der letzte Umstand hängt offenbar damit zusammen, daſz die Schichten unter welliger Biegung verlaufen. In Diagonalstellung dagegen erscheint das äuſzerst charakteristische, von Biedermann beschriebene Bild aus abwechselnd hellen und dunklen Lamellen, und zwar erweisen sich die doppelbrechenden Schichten gemäſz der Wirkung auf die Gipsplatte als positiv in bezug auf die Schichtgrenzen (Abb. 124). Obwohl es gemäſz dem strukturellen Verhalten keinem Zweifel unterliegen kann, daſz die doppelbrechenden Eigenschaften des Dekapodenpanzers auf die seiner Elementarbestandteile, nämlich (in schwach brechenden Medien) positiv einachsiger Chitinfibrillen, zurückzuführen sind und der Wechsel von doppelbrechenden mit dunkel bleibenden Schichten durch ihre verschiedene Anordnung bedingt ist (also nicht etwa Lagen aus doppelbrechender und isotroper Substanz auf einander folgen), ist es mir doch ebenso wie bei *Cynthia* zweifelhaft, ob die von Biedermann gegebene Erklärung für die optischen Erscheinungen zulässig ist: daſz sie nämlich auf einer annähernd rechtwinkligen Überkreuzung der Faserungsrichtung benachbarten Lamellen beruhen, deren eine, parallel zu ihrer Faserung getroffen, in Diagonalstellung hell erscheinen müssen, deren andere aber quer, d. h. senkrecht zu der optischen Achse geschnitten, unter allen Azimuten dunkel bleiben. Denn alsdann dürfte dieses Bild nur an Querschnitten sichtbar sein, die in zwei bestimmten aufeinander senkrechten Richtungen in der Fläche der Kutikula ent-



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 124. Querschnitt durch den entkalkten Panzer eines Taschenkrebses (Cancer pagurus); oben Hauptlage, unten Innenlage. Wechsel der hellen u. dunklen Schichten. Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal! Vergr. etwa 50:1.

nommen wären, eben parallel jenen Richtungen, die dem Faserverlauf der gekreuzten Lamellen entsprechen. Wenn man auch zugeben mag, daſz geringe Abweichungen von diesen Richtungen nur untergeordnete Änderung im Bild zwischen gekreuzten Nicols hervorrufen, so müſzten doch andererseits auf einem Querschnitt, der den Winkel der Faserkreuzung halbiert, benachbarte Lagen das gleiche Verhalten darbieten. Wie ich mich aber mehrfach und an verschiedenen Stellen des Taschenkrebspanzers überzeugt habe, tritt das kennzeichnende Bild der abwechselnd hellen und dunklen Schichten an allen Querschnitten hervor, ganz gleichgültig, welchen Verlauf sie in der Ebene des Panzers einhalten, wenn sie nur nicht übermäſzig dick sind. Übrigens konnte ich auch für die verschiedenen Richtungen im gewöhnlichen Licht keinen Unterschied des allgemeinen Bildes bemerken. Auch hier dürfte eine ähnliche Erklärung, wie ich sie bei *Cynthia* versucht habe (s. S. 238), am Platze sein.



E. Leitz, Wetzlar, phot. Vergr. 50 : 1.

Abb. 125. Flachschnitt durch die Pigmentlage des entkalkten Panzers eines Taschenkrebses (Cancer pagurus), der gerade die Oberfläche der Papillen trifft. Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal!

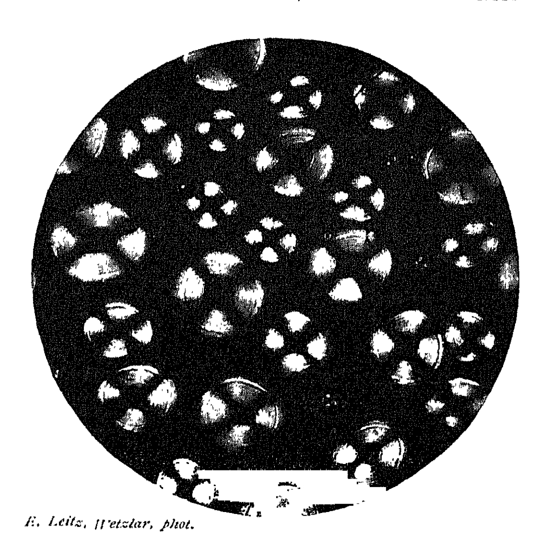
Ergänzend muſz ich noch bemerken, daſz die dunklen Lagen öfter, vor allen an etwas dicken Schnitten, eine schwache, aber auf die horizontalen Schichtgrenzen bezogen negative Doppelbrechung aufweisen. Offenbar hängt das mit den faserigen Strukturen zusammen, die den Panzer vertikal durchsetzen, vielleicht mit den Porenkanälchen, aber auch mit Chitinfibrillen, die aus den horizontalen Lagen abbiegen.

Wie sich aus Querschnitten ergibt und schon Nathusius von Königsborn beschrieben hat, dringen an manchen, schon äuſzerlich durch auffallend körnige Beschaffenheit des Panzers kenntlichen Stellen papillenartige Vorwölbungen der Hauptlage in die Pigmentlage ein und drängen diese dadurch in diesem Bereich auf einen Bruchteil der sonstigen Dicke zusammen und zugleich als flache Erhebungen etwas nach auſzen vor. Diese Papillen lassen sich, schwächer ausgeprägt, auch in die tiefer gelegenen

Panzerschichten zurückverfolgen und bedingen hier etwa wellenförmige Erhebungen der Schichten. Die Anwesenheit der Papillen hängt zusammen mit gröberen, kanalartigen Gebilden, die den Panzer in der gesamten Dicke seiner lamellösen Schichten durchsetzen, aber in seinen inneren Schichten zunehmend undeutlicher werden.

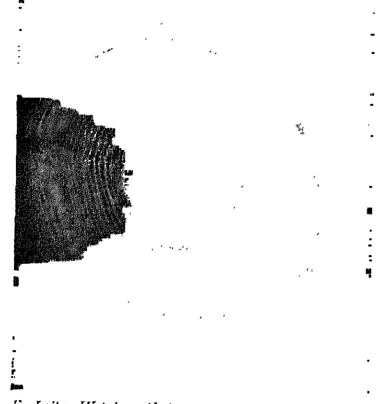
An den Papillen tritt also eine schroffe Veränderung des Verlaufs der horizontalen Lagen ein, wodurch auf dem Querschnitt in polarisiertem Lichte Erscheinungen sichtbar werden, die an ein nach unten hin unvollständiges negatives Sphäritenkreuz erinnern.

Viel auffallender macht sich die Anwesenheit der Papillen in Flachschnitten bemerkbar. Ganz oberflächliche Schnitte, die gerade die Erhebungen treffen, bleiben im allgemeinen dunkel; nur im Umkreis der Papillen erscheint ein verwaschenes negatives Sphäritenkreuz (Abb. 125 rechts oben). In etwas tieferem Niveau dagegen bieten die Papillen selbst prächtige negative



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 126. Flachschnitt durch den entkalkten Panzer eines Taschenkrebses (Cancer pagurus), der die Papillen mitten durchschneidet. Große Sphäritenkreuze entsprechend den groben Kanälen und kleine entsprechend den Kanälchen, die zu Sinnesborsten führen. Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal! Vergr. 50 : 1.

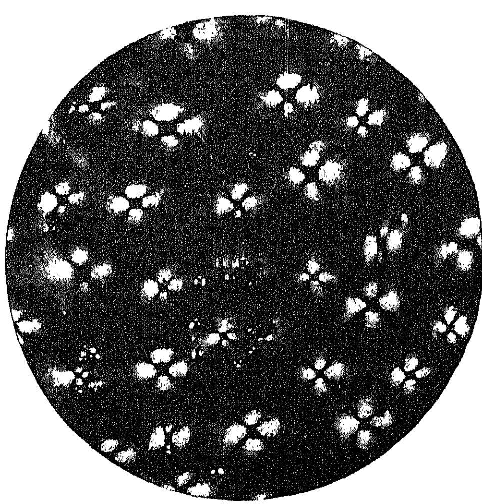


E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 127. Ein großes Sphäritenkreuz wie in Abb. 126 stärker vergrößert. Vergr. 160 : 1.

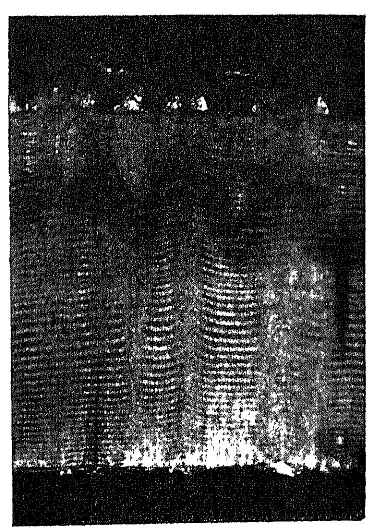
Kreuze dar, die von zarten konzentrischen dunklen Ringen durchsetzt sind (Abb. 126), sodaß eine jede bei stärkerer Vergrößerung sehr an den Querschnitt eines Havers'schen Systems im Knochen erinnert (Abb. 127). Jeder der konzentrischen Ringe entspricht einer Lamelle der Hauptlage, die, in der Papille emporsteigend, im Flachschnitt der Haut quer durchschnitten werden. Geht man in noch tieferes Niveau, bis

in die Hauptlage der Kutikula hinab (Abb. 128), dort wo die Existenz der Papillen sich nur durch welligen Verlauf der Lamellen auf dem Querschnitt verrät, dann treten im Flachschnitt doch noch sehr deutlich die mit diesen Änderungen zusammenhängenden, durch ein schräges Durchschneiden der Lamellen bedingten optischen Erscheinungen in Form verwaschener Sphäritenkreuze um jeden Kanal herum auf; auch kleine Kanäle, die ähnliche, wenn auch geringere Störungen im horizontalen Verlauf der Lamellen herbeiführen und zu Sinnesborsten gehen, machen sich entsprechend durch kleinere negative Kreuzchen bemerkbar (Abb. 128). [1])



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 128. Flachschnitt durch die Hauptlage des entkalkten Panzers eines Taschenkrebses (Cancer pagurus); Sphäritenkreuze um die groben und feinen Kanälchen. Schwingungsrichtungen d. Nicols diagonal! Vergr. 50 : 1.



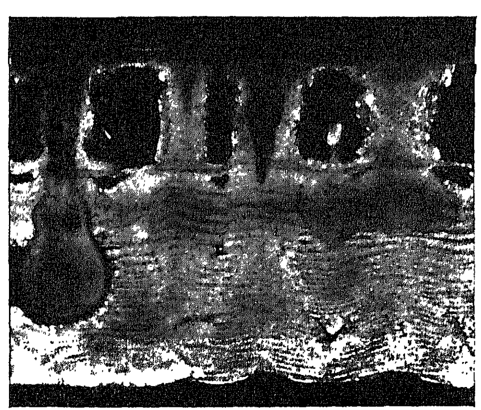
E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 129. Querschliff durch den nicht entkalkten Panzer eines Taschenkrebses (Cancer pagurus); stark doppelbrechend: Kalk kristallinisch. Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal! Vergr. 40 : 1.

Schließlich noch ein paar Worte über das Verhalten unentkalkter Schliffe. In allen von mir untersuchten Stücken, auch in solchen, die vom frisch getöteten Tier entnommen und dann getrocknet waren, erwies sich der Kalk als stark doppelbrechend (Abb. 129 und 130), was aber auf eine Einwirkung des Wassers auf den Panzer während des Lebens der Tiere zurückzuführen sein

[1]) Theoretisch sollte man auch erwarten, um jeden der vielbesprochenen Porenkanäle herum ein Kreuz in polarisiertem Licht wahrzunehmen, indem diese vertikalen Bildungen eine tangentiale Ordnung der Fibrillen in ihrer nächsten Nähe hervorrufen. Aber die Porenkanäle sind so fein und die durch sie verursachten Störungen des Fibrillenverlaufes so geringfügig, daß sie optisch nicht in die Erscheinung treten.

dürfte (s. S. 248). Nicht alle Stellen des Panzers sind in dieser Weise verkalkt, insbesondere in seinen äußeren Teilen fanden sich größere oder kleinere Lücken (Abb. 130), die sich durch vollkommene Durchsichtigkeit auszeichneten und in polarisiertem Licht nur die verminderte Doppelbrechung erkennen ließen, wie sie dem Chitin nach Durchtränkung mit Balsam eigen ist. Die Anordnung dieser Stellen stützt durchaus die von Nath. von Königsborn ausgesprochene Vermutung, daß die Verkalkung von jenen größeren Kanälchen aus-



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 130. Querschliff durch den nicht entkalkten Panzer eines Taschenkrebses (Cancer pagurus); Kalk kristallinisch, man beachte die unvollständige Verkalkung. Schwingungsrichtungen der Nicols [illegible]



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 131. Flachschliff durch den nicht entkalkten Panzer eines Taschenkrebses (Cancer pagurus); Papillen stark verkalkt, undurchsichtig und daher dunkel, in ihrem Umkreis doppelbrechende Kalkmassen; in den Zwickeln zwischen den Papillen kein Kalk. Vergr. 15:1.

geht, die den Papillen den Ursprung geben. Besonders deutlich sprechen dafür oberflächlich durch den Panzer geführte Horizontalschliffe (Abb. 131), in denen die Papillen sich stark verkalkt und daher vollkommen undurchsichtig erweisen; in ihrer nächsten Nähe aber erscheint noch doppelbrechende Kalkmasse; die Zwickel zwischen den Papillen jedoch bleiben, weil kalkfrei (oder mit amorphem Kalk imprägniert), dunkel zwischen gekreuzten Nicols.

2. PANZER VON GAMMARUS UND CYMOTHOE

Kelly (a. a. O.) führt *Gammarus locusta* (mariner Flohkrebs, zu den Amphipoden gehörig) unter denjenigen Krebsen an, deren Panzer im Konoskop einachsige Bilder ergab. Bütschli dagegen erwähnt den Flohkrebs des Süßwassers *(Gammarus fluviatilis)* im Zusammenhang mit den Formen, deren Kutikula mit amorphem

Kalk imprägniert ist (vgl. S. 248). Aus Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs (Bd. V, 2) entnehme ich folgendes: Leydig sah in der Hypodermis von *Gammarus* rundliche oder birnförmige, das Licht stark brechende, innen granuläre, außen homogenstreifige Gebilde, die er als Kalkkonkretionen ansprach, und Pagenstecher beobachtete bei *Phronima sedentaria* zwischen Hypodermis und Chitinlage zahlreiche scheibenförmige, höckerige, vielgestaltige Einlagerungen, in denen er den ersten Beginn einer Verkalkung des Hautskeletts vermutete; ähnlich beschreibt Hoek bei *Caprella* zwischen Hypodermis und Chitinlage bald regelmäßig kreisrunde, vereinzelte, bald zu zweien bisquitförmig verbundene, bald in größerer Anzahl pflasterartig aneinander gefügte Gebilde, die durchweg eine sehr feine radiäre und gröbere konzentrische Streifung wahrnehmen ließen und beim Behandeln mit verdünnter Essigsäure unter lebhafter Gasentwicklung verschwanden und auf dem Chitin ihre Abdrücke hinterließen; ihr Vorkommen war übrigens nicht konstant.

Meine Untersuchungen an zahlreichen Stücken vom Bachflohkrebs *Gammarus pulex* führten zu dem Ergebnis, daß hier der Kalk stets in der äußersten Lage der Kutikula in Form einer geschlossenen Lage sphärolithartig gruppierter Kristalle abgelagert ist, also Verhältnisse vorliegen, ähnlich wie sie Biedermann (s. S. 248) für den Panzer des Hummers und von Garneelen angibt. Ob es sich aber wie dort anscheinend um eine nachträgliche Umwandlung von amorphem Kalk in kristallinischen handelt, ist mir sehr fraglich, da ich außer der geschlossenen Sphäritenlage keine Anzeichen von der Anwesenheit weiteren Kalkes wahrnehmen konnte. Immerhin dürften eingehendere Untersuchungen nötig sein, um diese Angelegenheit restlos zu klären. Jedenfalls aber kommen die im folgenden beschriebenen Verhältnisse dem lebenden Tier zu und stellen den normalen Zustand des Panzers dar.

Unter schwacher Vergrößerung sieht man zwischen gekreuzten Nicols (an kleineren Tieren bereits bei Untersuchung im ganzen) den Körper fast vollständig wie mit dicht aneinander gefügten, polygonalen, hellen und dunklen Platten gepflastert.[1]) Löst man nun etwa ein Stück des Rumpfpanzers ab und untersucht es mit stärkeren Objektiven, so ergibt sich, daß in der Chitinlage — und zwar (gemäß Profilansicht und Schnitten) in ihrer äußersten Schicht — sich eine geschlossene Lage von Sphäritenscheiben befindet (Abb. 132 a). Nicht alle Sphäriten sind vollständig ausgebildet, sondern zwischen den größeren finden sich die Anfänge von kleineren,

1) In gewöhnlichem Licht nimmt man nur die wie Sprünge in der vollkommen durchsichtigen Kutikula erscheinenden Grenzen der Platten wahr.

die von ihren Nachbaren im Wachstum überholt wurden. Die Sphäriten besitzen eine feine radiäre, dagegen keine konzentrische Streifung (was letztes auf schnelle Bildung schließen läßt) und zeigen etwas sprunghafte Auslöschung nach einzelnen Sektoren, was dartut, daß innerhalb dieser Abschnitte die kalkigen Elementarteile mehr oder minder genau parallel ausgerichtet sind (Abb. 132 b). Bei ein-



M. Delfosse, Bonn, phot.

a



M. Delfosse, Bonn, phot.

b

Abb. 132. Sphäritenlage im Panzer eines Bachflohkrebses (Gammarus) *a*) Vergr. 50 : 1; *b*) Gruppe von Sphäriten stärker vergrößert. Vergr. 175 : 1.

geschalteter Gipsplatte erscheinen negative Kreuze, die allerdings infolge des genannten Verhaltens der Sektoren vielfache Störungen darbieten. Stellenweise kann überhaupt die sphäritische Anordnung der Kalkkristalle stark zurücktreten, sodaß die verkalkte Kutikula mehr einem Mosaik aus Einzelkristallen gleicht. Der Durchmesser der Sphäritenscheiben erreicht an Stellen, an denen sie sich ungestört entfalten können, bis 0,3 mm, die Dicke nur wenige μ, am Rumpfe etwa den 10. Teil des ungefähr 10—15 μ starken Panzers. Außer den genannten Strukturen nimmt man unter hohen Vergrößerungen in der Kutikula eine polygonale Felderung wahr, die höchst wahrscheinlich den Anteil der einzelnen Hypodermiszellen an der gesamten Kutikula angibt, aber keinerlei Zusammenhang mit dem Umriß der Sphäritenscheiben erkennen läßt; denn auf jede von diesen ent-

fallen zahlreiche solcher Feldchen, und ihre Grenzen durchschneiden die kleinen Polygone regellos. In den Beinen und anderen Körperanhängen sind die Sphäritenscheiben kleiner, weniger gleichmäßzig entwickelt und entsprechend der starken Krümmung der Chitinteile an diesen Stellen oft stark gewölbt; sie bilden aber überall eine geschlossene Decke, die fast bis zur Spitze der Beine und Fühler reicht. Bemerkenswerterweise fehlt diese Kalkablagerung stets in den Kiemenplatten und Hinterleibsfüßzen, im ersten Falle sicher im Zusammenhang mit dem hier stattfindenden Gasaustausch, der ja auch durch die Kalkablagerung gehemmt würde.

Außzer der Sphäritenlage finde ich hier und da unter ihr, aber ebenfalls noch in der Kutikula gelegen, viel kleinere (etwa 10 μ im Durchmesser haltende) kugelige Sphäriten, die möglicherweise mit denen von Leydig (s. o.) identisch sind.

Durch Umkristallisieren des Kalkes entstehen in Balsampräparaten an manchen Stellen viel undurchsichtigere Sphärokristalle.

Eine ähnliche geschlossene Lage von Sphäritenscheiben beobachtete ich im Panzer von Cymothoiden (marinen Asseln, Isopoden). Hier war der radiäre Aufbau der Sphäritenscheiben äußzerst fein und gleichmäßzig, sodaßz sie zwischen gekreuzten Nicols von einem schmalen, beim Drehen des Objekttisches fast ganz unverändert bleibenden dunklen bezw. negativem Kreuz durchsetzt erschienen. Darunter finden sich ebenfalls hier jene undurchsichtigeren kugeligen Kalkanhäufungen, die vorher erwähnt wurden und offenbar durch Umkristallisation in dem längere Zeit in Alkohol aufgehobenem Material entstanden waren. Ich bemerke noch, daßz bei der Süßzwasserassel (*Asellus*) kristallinischer Kalk im Panzer nicht nachweisbar war.

3. SCHALE DER MUSCHELKREBSE

Der Körper der Muschelkrebse (Ostracoden) wird von einer zweiklappigen Schale umhüllt, die aus einer dorsalen Hautfalte hervorgeht. Sie besteht demgemäßz aus einer äußzeren und einer inneren kutikularen Lamelle, die durch die Epithelblätter, welche die Chitinmassen hervorbringen, von einander geschieden sind; zwischen diese können sich mehr oder minder umfangreiche Abschnitte der Leibeshöhle einschieben. Mineralische Imprägnierung der Schale tritt nur in der Außzenlamelle — die im folgenden allein berücksichtigt wird — und in der Randzone der Innenlamelle ein und zwar nach G. W. Müller[1]) nicht einzig durch kohlensauren Kalk, son-

1) Die Ostracoden des Golfes von Neapel, in Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Berlin 1894.

dern auch durch Magnesiumkarbonat. Eine innere derbe Chitinschicht und eine oberflächliche Zone der Außenlamelle bleiben unverkalkt.

Müller (a. a. O.) bezeichnet die Kalkablagerung als amorph und feinkörnig und meist strukturlos; bei *Xestoleberis rara* aber konnte er am frischen Tier annähernd senkrecht zur Schalenfläche gestellte „Prismen" erkennen, die sich durch polarisationsmikroskopische Untersuchung als Kalkspatkristalle erwiesen. Ähnliches fand er auch bei *Loxoconcha.* Während es sich also hier unzweifelhaft um ein normales, dem lebenden Tier zukommendes Verhalten handelt, läßt Müller unentschieden, ob die strahlenförmig um die Gruben der ventralen Schalenhälfte angeordneten Kristalle bei *Cytherura incongruens* ebenfalls schon dem frischen Material angehören. Unzweifelhafte Kunstprodukte, Folge der Konservierung aber auch ungünstiger Ernährungsverhältnisse, sind die kristallinischen Kalkkonkretionen mit strahliger Anordnung des Kalkes, die durch Umkristallisation des in der Schale vorhandenen Kalkes entstehen.

Nach Müller wechselt die Lichtdurchlässigkeit der Schale sehr, ja kann völliger Undurchsichtigkeit Platz machen, was mit einer Verschiedenheit der mineralischen Ablagerung zusammenhängt. Die Schalenskulptur beruht ganz oder fast ausschließlich auf der verschiedenen Mächtigkeit der verkalkten Schicht. Die chitinige Grundlage der verkalkten Schicht verhält sich sehr wechselnd und scheint in vielen Fällen stellenweise so zart zu sein, daß sie sich der Beobachtung überhaupt entzieht; es hinterbleiben dann nach der Entkalkung mannigfach gestaltete Lückenbildungen im Chitin.

Auch K. Fassbinder [1]) spricht von Kalkkristallen bei *Cypris flava,* die im Verlauf der Verkalkung (nach der Häutung) in gleichmäßiger Verteilung und ziemlich weiten Abständen der Schale eingelagert werden. Durch fortschreitende Anhäufung dieser kleinen Kalkmassen wird der Raum zwischen den beiden Chitinschichten ausgefüllt, bis die erst leicht gefaltete Außenlamelle straff gespannt ist. Ferner berichtet Fassbinder von sternförmigen, wohl von dem Epithel herrührenden Zellen, die zwischen den beiden Chitinschichten der äußeren Schalenlamelle gelagert seien und durch deren Vermittlung die Kalkablagerung erfolge *(Cypris pubera).*

Ebenfalls Kelly (a. a. O.) hat die Schale von *Cypris* einer polarisationsmikroskopischen Untersuchung unterzogen und orthoskopisch in jeder Halbschale ein Sphäritenkreuz, konoskopisch negativ einachsige Interferenzbilder beobachtet, woraus sie im Zusammen-

1) Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden, Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 32 (1912), S. 533.

hang mit dem Umstand, daſz beim Erhitzen auf 400 ⁰ keine Umwandlung der Struktur eintrat, auf Calcit schloſz.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Geh. Rat Prof. Dr. G. W. Müller in Greifswald, dem ich auch an dieser Stelle dafür vielmals danke, konnte ich an Balsampräparaten eine Anzahl von Ostracodenschalen aus sehr verschiedenen Gattungen untersuchen. Weitaus die meisten zeigten zwischen gekreuzten Nicols deutlich die Anwesenheit von kristallinischem Material und zwar ergab sich im wesentlichen folgendes:

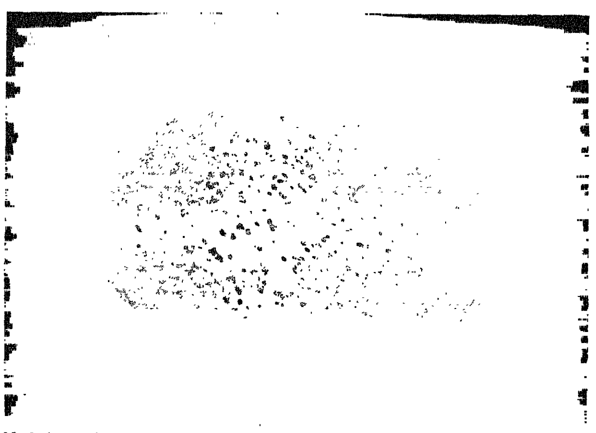


M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 133. Halbschale eines Muschelkrebses (Cypria sp.). Aufnahme nach einem Präparat des Herrn Geh. Rat Dr. G. W. Müller, Greifswald. Vergr. 80 : 1.

Fast alle (Halb)schalen bieten orthoskopisch ein negatives Sphäritenkreuz dar, das am besten hervortritt, wenn man auf den Krümmungsmittelpunkt einstellt (Abb. 133). Alsdann erscheinen auch — entsprechend der elliptischen Form der Schale leicht verzerrt — Interferenzringe, sodaſz das Gesamtbild als Bertrandsches Kreuz angesprochen werden kann. Demnach besteht eine bestimmte Anordnung der kristallinischen Bauteile mit Rücksicht auf das Schalenganze. Da der Mittelpunkt des Sphäritenkreuzes, auf der höchsten Wölbung der Schale gelegen, unter allen Azimuten dunkel bleibt und bei Betrachtung im Konoskop ein negativ einachsiges Interferenzbild gibt, so muſz man annehmen, daſz die einzelnen Bausteine mit ihrer optischen Achse senkrecht zur Schalenfläche bezw. radial zum Krümmungsmittelpunkt stehen, woraus das geschilderte orthoskopische Verhalten folgt. Die Deutlichkeit des Sphäritenkreuzes ist nicht überall die gleiche: prachtvoll ausgebildet trat es in den Schalen von *Iliodromus olivaceus, Stenocypris sinuata, Cypris fasciata* und *reptans,* einer *Macrocypris* und einer *Cypria*art (Abb. 133) hervor. Die Schönheit des Bildes geht wenigstens bis zu einem gewissen Grade Hand in Hand mit der Kleinheit der kristallinischen Bausteine; je feiner sie sind, um so gleichmäſziger wird ihre Anordnung; Schalen, die bei schwachen und mittleren Vergröſzerungen nur eine allgemeine Aufhellung (nicht einzelne Kriställchen)

erkennen lassen, geben Kreuz und Interferenzringe am schärfsten ausgeprägt. Solche dagegen, die unter denselben Vergrößerungen bereits eine Zusammensetzung aus einzelnen kristallinischen Stückchen als scheckiges Mosaik kundgeben *(Xestoleberis* [s. o. Müller „Prismen], *Paradoxostoma, Darwinella),* zeigen meist undeutlichere Sphäritenkreuze. Sehr schön war der in gewöhnlichem Licht kaum wahrnehmbare Aufbau der Schale aus den kristallinischen Bausteinen bei einer *Cyclocypris* zu erkennen (Abb. 134). Der Umstand, daß hier innerhalb des dunklen Kreuzes einzelne Kristalle hell aufleuchten, zeigt ihre Abweichung von der allgemeinen Orientierung an.



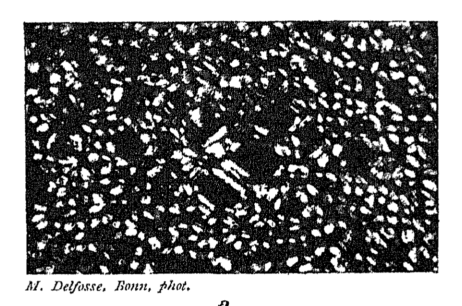
M. Delfosse, Bonn, phot.

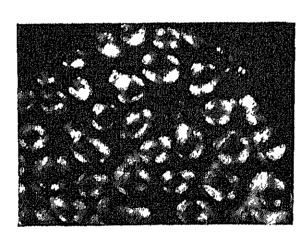
Abb. 134. Halbschale eines Muschelkrebschens (Cyclocypris). Aufnahme nach einem Präparat des Herrn Geh. Rat. Dr. G. W. Müller, Greifswald. Vergr. 110:1.

Diesen feinkörnigen bezw. mosaikartig zusammengesetzten Schalen, die durch allmähliche Übergänge untereinander verbunden sind, steht ein zweiter Verkalkungstypus gegenüber, der sich nur zusammen mit einer gewissen Skulptur der Schale findet, wenn sie nämlich mit rundlichen, durch erhabene Leisten geschiedenen Grübchen versehen ist, so z. B. bei *Candona euplectella* (Abb. 135 a), *Loxoconcha* (Abb. 135 b), *Limnocythere fuscata* und in etwas abgeänderter Art auch bei *Oncocypris* unter dem mir zur Verfügung stehenden Material. In jeder Grube tritt nämlich ein negatives Sphäritenkreuz auf, sodaß die ganze Schale wie aus kleinen Sphärokristallen zierlich zusammengesetzt ist; Abb. 135a *(Candona euplectella)* gibt einen Ausschnitt einer solchen Schale bei schwächerer Vergrößerung, Abb. 135 b *(Loxoconcha)* einige Gruben bei stärkerer aufgenommen wieder. An dem letzten Bild erkennt man deutlich, daß die ziemlich breiten Leisten zwischen den Gruben dunkel geblieben sind. Solche Schalen weisen dann als Gesamtwirkung der Leisten außer den bereits beschriebenen Erscheinungen noch ein die ganze Schale durchsetzendes Sphäritenkreuz auf. In gewöhnlichem Licht ist von einem sphäritischen Aufbau der Schalenwand in den Gruben nichts zu bemerken, und insofern unterscheidet sich das Ver-

halten von dem, was Müller für *Cytherura* angibt, bei der die kristallinische Struktur so auffällig sei, daß sie die Beobachtung der Schalenskulptur störe. Daher möchte ich auch annehmen, daß es sich in den hier abgebildeten Fällen doch wohl um normale Schalenstrukturen handelt.

In einigen Schalen des untersuchten Materials und zwar bei *Codonocera stellifera* und *vanhöffeni* beobachtete ich große, fein radiär gestreifte Sphärokristalle einzeln oder in Gruppen in den





M. Delfosse, Bonn, phot.

a b

Abb. 135. Ausschnitte aus der Schale von Muschelkrebschen *a*) Candona euplectella, Vergr. etwa 100 : 1; *b*) Loxoconcha, Vergr. etwa 200 : 1. Aufnahme nach Präparaten des Herrn Geh. Rat. Dr. G. W. Müller, Greifswald.

Schalen gelegen, die offenbar ihre Entstehung einer Umkristallisation des in der Schalenwand enthaltenen Kalkes verdanken; sie zeigten in polarisiertem Licht Sphäritenkreuze (Abb. 136).

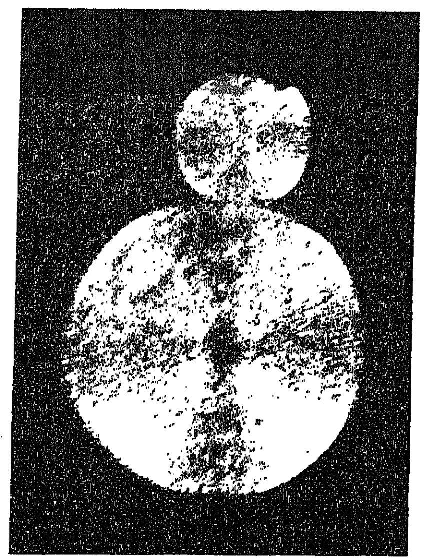
4. VERKALKTE BRYOZOENSKELETTE

Das chitinige Gehäuse der Bryozoen (Moostierchen, Ectoprocta) ist häufig mit Kalk inkrustiert. Nach H. Nitsche[1]) betrifft (wenigstens bei *Flustra membranacea*) die Kalkimprägnierung nicht die ganze Dicke der Hülle (Ektocyste), sondern nur eine mittlere Schicht: in ihr treten gemäß dem genannten Forscher anfänglich feinkörnige Flecken auf, die allmählich durch Anlagerung neuer Substanz in ihrer Peripherie heranwachsen. — Die Doppelbrechungserscheinungen, welche solche Skelette (z. B. der Flustren) geben, schildert Valentin (a. a. O.) als lebhafte Polarisationsfarben, deren Anordnung aber ohne Bezug auf die morphologischen Verhältnisse sei. Kelly (a. a. O.) spricht den Kalk in den Bryozoenskeletten als Calcit an.

Die Prüfung von *Crisia eburnea, Bugula neritina* und *Flustra foliacea* belehrte mich, daß in der Tat verkalkte Bryozoenskelette, sofern sie genügende Durchsichtigkeit besitzen, sehr hübsche Objekte

1) Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen III, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 21 (1871), S. 416.

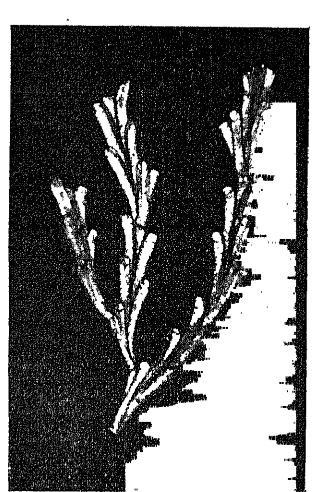
für die Untersuchung in polarisiertem Licht sind, aber zugleich auch, daſz die kristallinischen Einlagerungen keineswegs ganz regellos geordnet sind. Bei stark verkalkten Schalen wie z. B. bei *Crisia* (Abb. 137) oder der zierlichen *Canda*-ähnlichen Form, die in Abb. 138 dargestellt ist, mag das so scheinen, indem sie unter allen Azimuten erhebliche Helligkeit besitzen; aber bei aufmerksamer Beobachtung stellt man doch fest, daſz die röhrenförmigen Gehäuse der einzelnen Tiere (Zooecien) am hellsten aufleuchten, wenn ihre Längsachse diagonal steht. Damit im Zusammenhang steht eine undeutlich längsfaserige Streifung der Zooecien, die allem Anschein nach durch die eingelagerten Kalkkriställchen bedingt wird.



M. Delfosse, Bonn, phot.

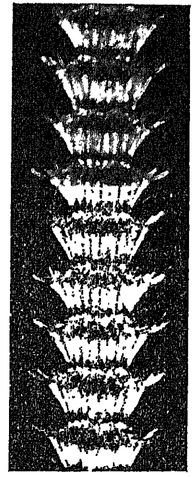
Abb. 136. Sphärokristalle durch Umkristallisieren des Kalkes in der Schale eines Muschelkrebschens (Codonocera vanhöffeni) entstanden. Aufnahme nach einem Präparat des Herrn Geh. Rat Dr. G. W. Müller, Greifswald. Vergr. 120:1.

Weit deutlicher sind entsprechende Erscheinungen bei *Bugula:* in Diagonalstellung bieten sich die Zooecien ziemlich gleichmäſzig hell dar, in Orthogonalstellung aber löscht in jedem eine längsovale Partie aus; es handelt sich um eine besonders dünne Stelle auf der Frontalseite des Gehäuses, die sog. „Öffnung“ (Apertur, Opesia) der Systematiker. Beim Übergang von der Orthogonal- zur Diagonalstellung zeigt sich in der „Öffnung“ ein dunkler wandernder Streifen. Die Anwendung stärkerer Vergröſzerungen lehrt, daſz langgestreckte Kalkkristalle



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 137. Verkalktes Skelett eines Moostierchens (Crisia eburnea). Vergr. 16 : 1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 138. Verkalktes Skelett eines Moostierchens (Canda-ähnliche Form). Vergr. 12:1.

in der Aperturmembran annähernd parallel geordnet liegen.[1]) Über einer Gipsplatte erweist sich der optische Charakter der „Öffnung“ als negativ in bezug auf ihre Länge und dasselbe läßt sich auch für die dickeren Teile des Skeletts erkennen. Nur an den Vorderrand der Apertur anschließend findet sich eine Partie im Gehäuse, in welcher die kalkigen Elemente in polygonale Bezirke oder quer verlaufende kurze Streifen angeordnet sind, von denen die letzten durch ihre von der Umgebung abweichende Orientierung zwischen gekreuzten Nicols auffallend hervortreten. Isolierte A v i c u l a r i e n geben einen wandernden Auslöschungsstreifen, der die Ansatzstelle des Aviculariums zum Angelpunkt hat.

Besonders hübsch läßt sich die Verkalkung bei *Flustra foliacea* beobachten, bei der die Einzeltiere in doppelter Schicht, Rücken gegen Rücken, zu blattartigen Kolonien angeordnet sind. In der beiden Tierlamellen gemeinsamen Ebene kann man schon in gewöhnlichem Licht scharfe aber undeutbare Linien feststellen, die quer und ein wenig schräg nach vorn zu der Längsrichtung des Zooeciums verlaufen und in seiner Mittellinie zusammenstoßen. Die von den Linien umschlossenen, ungefähr schlank r e c h t e c k i g e n B e z i r k e erweisen sich in polarisiertem Licht als dünne Kalklamellen, die unter Auftreten eines wandernden Auslöschstreifens annähernd parallel zu ihrer Begrenzungslinie auslöschen. Unter stärkeren Vergrößerungen macht sich in ihnen eine feine Streifung längs ihrer größeren Seite, also annähernd senkrecht zur Längsachse der Zooecien bemerkbar, die wohl auf eine Zusammensetzung der Lamellen aus nadeligen Elementen zurückzuführen ist. Soweit sich das nach dem fertigen Zustand beurteilen läßt, geht die Bildung der Kalklamellen rechts und links von der gemeinsamen Unterfläche je zweier Zooecien aus, und indem diese Kristallaggregate nun auswachsen, stoßen sie in der Mittellinie zusammen, ja überlagern sich hier zum Teil. Da sie schräg nach vorne wachsen, so haben sie gegeneinander etwas gekreuzten Verlauf; geht also die Längsachse des Zooeciums parallel einer Schwingungsrichtung der Nicols, so leuchten die beiderseitigen Anteile auf; weicht man aber um einen gewissen Winkel davon ab, so läßt sich der eine auf Auslöschung stellen, während der andere noch hell aufleuchtet, und so können die von den beiden Seiten her gelieferten Anteile aufs schärfste auseinandergehalten werden.

Bei entkalkten Bryozoenskeletten schwinden die Erscheinungen der Doppelbrechung bis auf geringe Spuren, die der organischen Substanz zukommen.

---

1) Auch im gewöhnlichen Licht ist hier eine feine Streifung sichtbar.

Aus dem Voraufgegangenen ersehen wir, dafz der Kalk in kristallinischer Form und ohne Zweifel auch in einer durch die morphologischen Verhältnisse vorgezeichneten Weise in den Bryozoenskeletten abgelagert wird. Man wird wohl allgemein annehmen müssen, dafz die Abscheidung erfolgt, wenn das Chitin noch weich ist.

ABSCHNITT IV

DIE SPINNFÄDEN

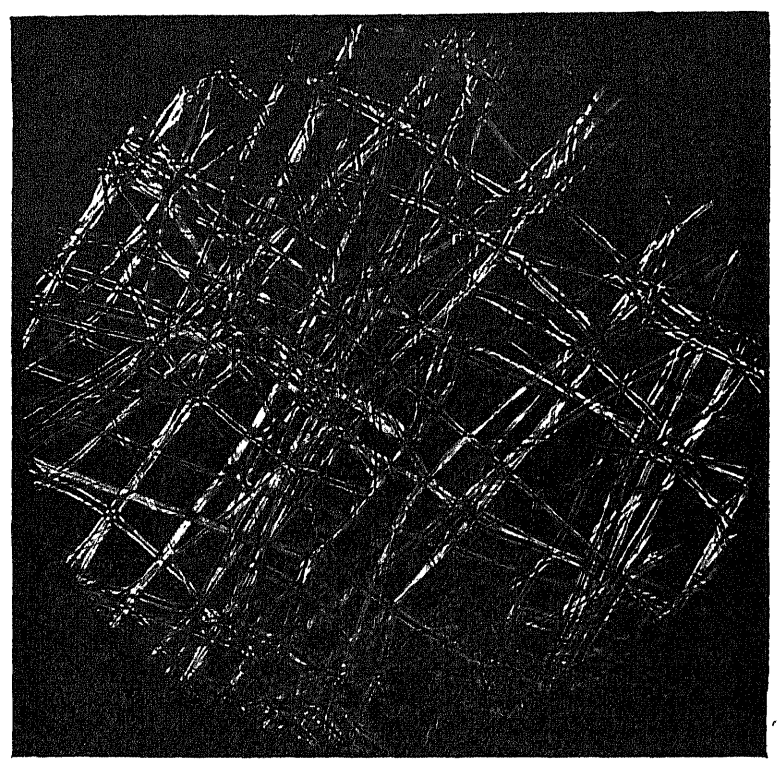
Alle tierischen Spinnfäden und verwandte Gebilde, wie z. B. der Byssus, mit dem manche Muscheln sich festzuheften vermögen, entstehen aus einem mehr oder minder zähen Drüsensekret, das in Fäden ausgezogen wird und in solcher Form, sei es an der Luft oder im Wasser, schnell erstarrt. Hier bietet uns also die Natur Fibrillen dar, die auf mechanischem Wege gebildet werden, etwa so wie die doppelbrechenden Fäden, die man aus Gummiarten ausziehen kann. Obwohl man die Spinnfäden im allgemeinen nicht zu den Kutikularbildungen zu rechnen pflegt, so können sie doch in diesem Zusammenhang ihren Platz finden, weil es sich bei ihnen um die fibrilläre Differenzierung eines Sekretes handelt, das von einer (Drüsen)epithelfläche ausgeschieden wird.

Die Kokonfäden der Schmetterlinge, insbesondere des Maulbeerspinners (*Bombyx mori*), des Lieferanten der echten Seide, werden aus dem Sekret der früher allgemein als Speicheldrüsen gedeuteten S p i n n d r ü s e n hergestellt, die sich als zwei lange zusammengelegte Schläuche unter dem Darm in der Leibeshöhle befinden und durch einen unpaaren Ausführgang an der Ventralfläche der Unterlippe nach aufzen münden. Jeder Schlauch liefert einen Faden aus F i b r o i n,[1]) der mit einem Überzug von Seidenleim (S e r i c i n)[2]) versehen ist, welcher bedingt, dafz die beiden Fäden beim Austreten aus der unpaaren Öffnung zu einem Doppelfaden verkleben (Abb. 139).[3]) Der Doppelfaden kommt nun im einzelnen so zustande, dafz die Raupe das austretende Sekret an einen Gegenstand anheftet und dann durch lebhafte Bewegungen des Kopfes das nachfliefzende zu einem rasch erstarrenden Faden auszieht, den sie in Touren um den Körper

1) Fibroin ist ein Eiweißkörper (Skleroprotein), der dadurch erheblich von den übrigen Eiweißen abweicht, daß er zu mehr als der Hälfte aus Glykokoll und Alanin besteht und 10 % Tyrosin enthält. — Fibroin, in konzentrierter Salzsäure gelöst, dreht die Polarisationsebene. 2) Sericin — auch Seidenbast genannt — hat chemisch weder mit Fibroin noch mit Leim etwas zu tun. 3) Beim technischen Verarbeiten der Seide werden die beiden Fäden durch Auflösen des Seidenleims isoliert.

schlingt.[1]) Bei manchen Schmetterlingen (z. B. bei *Attacus paphia* und *A. pernyi*) ist der Einzelfaden ausgesprochen fibrillär gebaut.

Die doppelbrechenden Eigenschaften der Seide hat vor allem Panebianco[2]) untersucht. Die Fibroinfäden sind stark anisotrop, löschen parallel der Länge aus, und zeigen unter ± 45° lebhafte Farben; sie erweisen sich gemäfz der Einwirkung auf die Gips-



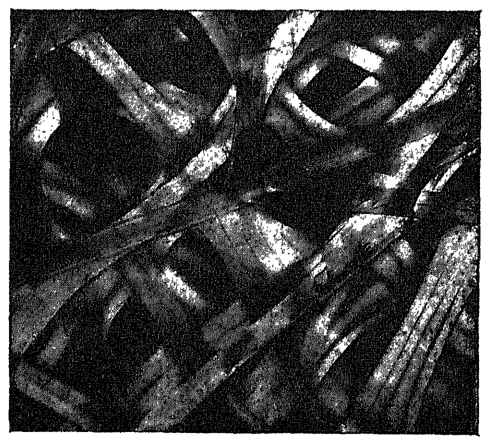
E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 139. Flachschnitt durch die Wand eines Kokons vom Maulbeerspinner (Bombyx mori). Vergr. 80 : 1.

platte als positiv in bezug auf ihre Länge. Nach dem genannten Forscher zeigen Fadenquerschnitte konoskopisch ein positiv zweiachsiges Interferenzbild mit sehr kleinem Achsenwinkel, sodafz also die I. Mittellinie mit der Faserachse übereinstimmt; die Dispersion der

1) Man kann auch aus dem den geöffneten Drüsen entnommenen Sekret künstlich Fäden von viel beträchlicherer Dicke ausziehen, die gewerbsmäßig in Spanien hergestellt, von den Fischern als „Seidenwurmdarm" zwischen Angelhaken und -schnur eingeschaltet werden. 2) Sulla birifrangenza della seta, Rivista di Mineral. Vol. 15 (1896), p. 57.

optischen Achsen ist gemäß dem genannten Mineralogen $r > v$. Auch ich habe in der Längsansicht von Seidenfäden mittels Objektiven höchster Apertur Andeutungen eines negativ zweiachsigen Interferenzbildes mit sehr großem Achsenwinkel beobachtet. Ebenfalls das Sericin ist nach Panebianco gemäß Untersuchung am Fadenquerschnitt doppelbrechend; in der Längsansicht der Fäden kann man nichts davon wahrnehmen. Auf Querschnitten durch einen Spinndrüsengang sah Panebianco bei gekreuzten Nicols in parallelem Licht ein dunkles, beim Drehen des Tisches sich in Hyperbeln öffnendes Kreuz von negativem Charakter, das in dem Teil des Schnittes, der durch den äußeren Ring von Sericin gebildet würde, lebhafte Polarisationsfarben in konzentrischen Kreisen darbot. Doch muß es dahin gestellt bleiben, wie weit diese Erscheinungen durch die Präparation hervorgerufen waren. —



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 140. Stück eines Kokons vom Nachtpfauenauge (Saturnia pavonia). Vergr. 80 : 1.

Es empfiehlt sich, Seidenkokons nicht nur einzelne Fäden sondern auch Stücke zur Untersuchung in polarisiertem Licht zu entnehmen, die man nötigenfalls durch Abtragen einer Anzahl von Lagen hinreichend verdünnt hat. Sehr geeignet sind auch die Kokons anderer Schmetterlinge, z. B. vom kleinen Nachtpfauenauge (*Saturnia pavonia*). Solche Präparate bieten infolge der sich nach allen Richtungen überkreuzenden Fäden überaus prächtige Bilder in polarisiertem Licht dar (vgl. Abb. 140), vor allem bei eingeschalteter Gipsplatte. Dabei fällt beim Vergleich verschiedener Formen zunächst der erhebliche Unterschied in der Dicke der Fäden auf, die im wesentlichen der Größe des Tieres parallel geht (man vergleiche die bei derselben Vergrößerung hergestellten Aufnahmen Abb. 139—141). Dort wo zwei unter $\pm 45^{0}$ verlaufende Doppelfäden sich rechtwinklig überkreuzen, nimmt man unter schwächerer Vergrößerung (bei hinreichender Sehtiefe) eine zierliche Erscheinung wahr. Das Überkreuzungsgebiet bleibt nämlich im allgemeinen dunkel. Da aber jeder Doppelfaden in seiner Länge einen feinen Spalt besitzt, in dessen Bereich er also auf den

anderen Kreuzbalken nicht kompensierend wirkt, so erscheint ein helles Kreuzchen mit schmalen, den genannten Spalten entsprechenden Armen, von denen der unter $+ 45^0$ dahingehende bei eingeschalteter Gipsplatte s i n k e n d e (da er der unter -45^0 verlaufenden Doppelfaser angehört!), der andere steigende Farbe annimmt.

In der Wand mancher Schmetterlingskokons wird man außer den Fäden auch k r i s t a l l i n i s c h e n E i n l a g e r u n g e n in geringerer oder größerer Menge begegnen, z. B. beim Eichenspinner *(Gastropacha quercus)*, dem Ringelspinner *(G. neustria)* u. a. Beim Ringelspinner z. B. (Abb. 141) finden sich zerstreute Haufen pulverförmiger doppelbrechender Kriställchen. Es handelt sich um die Exkretionsprodukte der M a l p i g h i schen Gefäße (vermengt mit Darminhalt), die von der eingesponnenen Raupe entleert werden, die Kokons durchtränken und, erhärtet, zu deren Festigkeit ganz erheblich beitragen können. [1]) In einzelnen Fällen, so bei den W i d d e r c h e n (Zygaeniden), die auffallend glatte, silberig glänzende Kokons besitzen (und ähnlich bei *Lasiocampa quercus* nach D e w i t z) besteht sogar die Hauptmasse der Kokons aus diesen Kristallen (vgl. Abb. 220 S. 445), die dicht aneinander gefügt, in gewöhnlichem Licht kaum als solche kenntlich, in polarisiertem Licht aber aufs schönste hervortreten; die Fäden werden von ihnen fast ganz verdeckt.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 141. Stück eines Kokons vom Ringelspinner (Gastropacha neustria); man beachte die Anhäufungen winziger Kriställchen zwischen den Spinnfäden. Vergr. 80 : 1.

Gleich den Spinnfäden der Schmetterlinge verhalten sich auch die der S p i n n e n und die B y s s u s fäden der Muscheln (ich prüfte die S t e c k m u s c h e l *Pinna*) positiv doppelbrechend in bezug auf ihre Länge; allerdings ist die Doppelbrechung der letzten recht schwach. —

Auch die erstarrten S p e i c h e l f ä d e n, aus denen das Nest der Salangane *(Collocalia esculenta)* besteht, sind positiv doppelbrechend in bezug auf ihre Länge und zeigen einen deutlich fibrillären

1) Vergl. z. B.: I. D e w i t z, Über die Herkunft der Farbstoffe und des Materials der Lepidopterenkokons, Zool. Anz. Bd. 27 (1904) S. 161, Weitere Mitteilungen über die Entstehung der Farben gewisser Schmetterlingskokons, Zool. Jahrb., Abt. f. Physiol. Bd. 31 (1921), S. 365.

Bau, ganz wie die Speichelfäden, die v. Ebner (s. S. 200) aus Schleim vom menschlichen Rachen auszog und in Alkohol erstarren liefz.[1])

Sehr bemerkenswert sind die Ergebnisse von R. O. Herzog und W. Jancke bei der Röntgendurchleuchtung von Spinnfäden.[2]) Zerknüllt man einen entbasteten Seidenfaden und prefzt ihn zu einem Stäbchen, so gibt er bei der Durchleuchtung mit einfarbigem Röntgenlicht auf der photographischen Platte kreisförmige Interferenzen wie ein Kristallpulver. Ein Bündel parallel gerichteter Fasern dagegen zeigt senkrecht durchleuchtet ein Punktdiagramm, das hauptsächlich aus symmetrisch zum Durchstofzpunkt des unabgelenkten Strahles angeordneten Vierpunktgruppen besteht; insbesondere die vom Zentrum weiter entfernten Punkte sind teilweise zu Linien entartet. Neigt man das Faserbündel gegen den Röntgenstrahl, so wandern die Punkte in vorauszusehender Weise. Schliefzlich, wenn das Bündel dem Röntgenstrahl parallel gerichtet ist, zeichnen sich auf der Platte wieder konzentrische Ringe ab, ein Verhalten, wie es für Kristallmehl, ein Aggregat ungeordneter kristallinischer Teilchen, charakteristisch ist. Diese Erscheinungen lehren also deutlich, dafz eine gesetzmäfzige Anordnung der Teilchen in bezug auf die Längsrichtung der Faser vorhanden ist, in bezug auf den Querschnitt dagegen Regellosigkeit herrscht (halbisotrope Struktur). Wie ein Seidenfaden verhält sich auch ein künstlich aus dem Sekret der Spinndrüsen ausgezogener und in verdünnter Essigsäure zum Erstarren gebrachter Faden. Auch Spinnenseide zeigte ähnliche Verhältnisse. Eine Aufnahme parallel geordneter Byssusfäden von *Pinna nobilis* lieferte ein abweichendes Bild, indem eine zusammengesetzte Ellipse erschien, deren Hauptachse mit der Faserrichtung parallel geht.

Die Röntgendurchleuchtung von Spinnfäden lehrt also, dafz sie aus kristallinischen Micellen bestehen, die durch das Ausziehen der Fasern aus dem Sekret in bezug auf die Faserachse ausgerichtet werden (vgl. S. 200, Anm. 1).

Möhring (s. S. 207, Anm. 1) beobachtete, dafz bei Imbibition von Seide mit Flüssigkeiten von ähnlich grofzem Brechungsexponent (Anilin, Benzylalkohol), eine sehr geringfügige Verminderung der Doppelbrechung eintritt, die dem Mafz der theoretisch zu erwartenden, nun beseitigten Stäbchendoppelbrechung entspricht. Demgemäfz wird man die Doppelbrechung der Seide gröfztenteils auf eine positive Eigendoppelbrechung der Micelle zurückführen müssen.

1) Durch Behandlung mit Essigsäure wurden *Collocalia*fäden negativ doppelbrechend, wobei die Fibrillierung verschwand; Zusatz von Ammoniak oder Glyzerin ließ wieder die ursprüngliche Doppelbrechung hervortreten. 2) Festschr. K.-Wilh.-Ges. zur Förderg. d. Wiss. zu ihrem 10 jähr. Jubiläum, Berlin 1921, S. 118.

Es scheint, daſz zwischen dem Bau der natürlichen Seide u
der Kunstseide (Viskose) ziemlich weitgehende Übereinstimm
bestehen, indem auch dort in der Spinnlösung stäbchenförmi
mente vorgebildet sind, die infolge der Ausströmung und St
im Faden eine achsiale Ausrichtung erhalten.[1])

SKELETTBILDENDE SUBSTANZEN DE WIRBELTIERE

ERSTE GRUPPE

SKELETTBILDUNGEN BINDEGEWEBIGEN SPRUNGS (INTERZELLULARSUBSTANZ

Bei den Wirbellosen spielen Kutikularbildungen die überwi
ja oft ausschlieſzliche Rolle bei der Herstellung der Stützgewel
anders liegen die Verhältnisse bei den Wirbeltieren. A
der einseitig von Epithelzellen ausgeschiedenen Kutikularsub
treten hier — im Zusammenhang mit dem Vorhandensein vo
skeletten — die allseitig von mesenchymati
(Bindegewebs-)Zellen gelieferten Bindesubsta
die wegen ihrer Lage zwischen den Zellen gewöhnlich als
zellularsubstanzen bezeichnet werden. Die verschied
wertung, die Ursprung und Wesen der Interzellularsubstanzen e
haben wir schon an anderer Stelle (s. S. 138) angedeutet. Ob
aber als „umgewandeltes Plasma“ oder als „Ausscheidung“ be
ob man sie zu den Zellen in einen scharfen morphologischen
satz bringt, oder aber als ihr „Exoplasma“ anspricht, unbe
bleibt, daſz sie nach ihrem Aufbau und ihrem chemischen V
sich wesentlich vom Plasma unterscheiden. Wie die K
so haben sich auch die Interzellularsubstanzen als ein sehr d
Objekt für die polarisationsmikroskopische Untersuchung erw

Die Einteilung der hierher gehörigen Gewebearten erfolgt
lich nach der Beschaffenheit ihrer Interzellular- oder „Grundsu
und so unterscheidet man Schleimgewebe, leimgebendes I
webe, Knorpel, Knochen und elastisches Gewebe.

Das Schleimgewebe, über das bisher noch keine
tionsmikroskopischen Beobachtungen vorliegen, umschlieſzt
stark verästelten Zellen eine überaus wasserreiche, daher s
che, manchmal zerflieſzende, gallertige, Schleim und eiw
Substanzen enthaltende Interzellularsubstanz, die gewöhnlic
deutlichen Anzeichen von Strukturierung darbietet, höchstens

[1]) R. O. Herzog, Über einige Fragen der Faserstoffchemie, Die Na
schaften, Bd. 8 (1920), S. 673. Vgl. Anmerkung 1, S. 14.

da Andeutungen fibrillärer Bildungen erkennen läßt. Dieses auch bei Wirbellosen (z. B. Knidariern, Ktenophoren, gewissen Mollusken) weit verbreitete Gewebe erscheint in embryonaler Zeit im Wirbeltierkörper als Vorläufer aller anderer Bindegewebsarten („Embryonales Bindegewebe"), als ein weiches und zugleich bei seinem Wasserreichtum sparsames Füllmaterial zwischen den epithelialen Keimblättern, das ihrem formbestimmenden Wachstum leicht nachfolgt. Im Körper des erwachsenen Wirbeltieres kommt das Schleimgewebe nur an ganz beschränkten Stellen vor.

Leimgebendes Bindegewebe, Knorpel und Knochen sind trotz ihrer großen morphologischen Unterschiede innig verwandt, indem sie alle leimgebende[1]) — positiv einachsig doppelbrechende — Fasern enthalten, die durch eine mucinhaltige Kittmasse verbunden sind. Inbetreff der Faserentstehung verweisen wir auf die früher gemachten allgemeinen Ausführungen (s. S. 198), während einzelne neue Tatsachen noch in den verschiedenen Abschnitten ihren Platz finden werden.

Im leimgebenden (fibrillären) Bindegewebe treten die Fasern überwiegend in die Erscheinung. Form und Anordnung der Zellen steht in Abhängigkeit von derjenigen der Fasern, indem sie sich in die Räume einordnen, die zwischen ihnen freibleiben und so sehr mannigfache Gestalten annehmen.

In der Grundmasse des Knorpels sind die kollagenen Fibrillen durch die Anwesenheit von Chondroitinschwefelsäureverbindungen maskiert, lassen sich aber durch bestimmte Behandlung der Objekte sichtbar machen. Die elastisch-druckfeste Grundsubstanz gestattet bei ihrer Festigkeit nur eine beschränkte Vermehrung der in der Interzellularmasse gelegenen, meist fortsatzlosen rundlichen Zellen, wobei die Tochterzellen nahe bei einander (als sog. isogene Zellgruppen) liegen bleiben. Im Zusammenhang damit findet beim Knorpel neben einem intussusceptionellen Wachstum (Lieferung neuer Grundmasse von Seiten der eingeschlossenen Zellen her) in großem Umfange ein appositionelles statt, eine Anlagerung neuer Grundmasse von den der Knorpeloberfläche aufliegenden Zellen (vom Perichondrium) her.

Im Knochen ist die Grundmasse durch Imprägnation mit Kalksalzen — welche übrigens die Anwesenheit der leimgebenden Fasern keineswegs verdeckt — ganz hart geworden; damit wird ein intussusceptionelles Wachstum ausgeschlossen, und so vergrößert sich der Knochen nur durch Anlagerung neuer Substanz, wobei ein Teil der Bildungszellen meist mit in die ausgeschiedene Interzellularsubstanz

1) Die leimgebende Substanz, Kollagen, ist ein stickstoffreiches, schwefelarmes Gerüsteiweiß; über ihre physikalischen Eigenschaften s. S. 274.

hineingerät und durch verästelte Ausläufer miteinander im Zusammenhang bleibt. Dem Knochen in vielen Punkten ähnlich verhält sich das Zahnbein.

Das elastische Gewebe dagegen nimmt gegenüber den bisher genannten eine Sonderstellung ein, indem sich sein charakteristischer Bestandteil, das Elastin, ebenso wie in chemischer (Gerüsteiweiß von äußerst hohem Kohlenstoff- und niederem Schwefelgehalt), so auch in morphologischer und physikalischer Art vom Kollagen unterscheidet, worauf noch näher eingegangen werden soll (s. S. 327).

Dem Bindegewebe pflegt man gewöhnlich auch das Chordagewebe anzuschließen, obwohl ihm eine Interzellularmasse fehlt; es mag aber dem Gebrauch folgend hier besprochen werden.

ABSCHNITT I

DIE LEIMGEBENDEN FASERN
(FASERIGES BINDEGEWEBE) [1]

Die leimgebenden Fasern, der kennzeichnende Anteil der Interzellularsubstanz des sogenannten fibrillären Bindegewebes, sind glatte, stets unverästelte, meist bündelweise vereinte Fasern, die je nach der Beanspruchung der Stelle, an welcher sie vorkommen, sehr verschiedene Anordnung zeigen (s. u.). In sehr reiner und für polarisationsmikroskopische Untersuchung vorzüglich geeigneter Form liegen sie in den Sehnen [2]) vor. Die Fibrillen werden durch eine interfibrilläre Kittmasse (Mucin) miteinander verbunden, die durch Kalk- und Barytwasser gelöst werden kann. Vor allem ist die Masse der Fibrillen dadurch ausgezeichnet, daß sie, in Wasser gekocht, eine gelatinierende Lösung, Leim (Glutin), gibt, welcher Eigenschaft sie ja ihren Namen, leimgebende Substanz, Kollagen, verdankt. Physikalisch ist die überaus große Zugfestigkeit und geringe Dehnbarkeit der Fibrillen, selbst bei hoher Beanspruchung, charakteristisch, wogegen die Biegungsfestigkeit sehr gering ist. Durch Aufnahme von Wasser, die durch Anwesenheit von Säuren und Alkalien mächtig

1) K. von Erlach, Mikroskopische Beobachtungen über organische Elementarteile bei polarisiertem Lichte, Müllers Arch. 1847, S. 313, Wilhelm Müller, Beiträge zur Kenntnis der Molekularstruktur thierischer Gewebe, Zeitschr. f. rat. Med. 3. Reihe Bd. 10 (1861) S. 173; ferner v. Ebner, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie usw., vergl. auch die ausführliche Zusammenfassung in Biedermanns Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen im Handb. der vergl. Physiol. Bd. 3 (1914). 2) Ein besonders empfehlenswertes Objekt bilden die Sehnen im Mäuseschwanz, die sich durch Abschneiden und Zerreißen des Schwanzes leicht isolieren lassen.

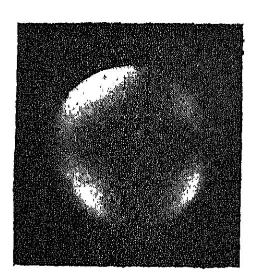
gefördert wird, tritt Quellung der kollagenen Fasern ein.[1]) Dabei wird die Faser — wie besonders schön an den parallelfaserigen Sehnen wahrnehmbar — dicker (und wenig kürzer), sodaſz also die Wasserteilchen überwiegend in der Querrichtung der Faser, nicht aber in ihrer Längsrichtung, zwischen die Micelle eingelagert sein müssen. Entsprechend beobachtet man beim Trocknen und ähnlich beim Überführen einer Sehne in starken Alkohol, daſz sie nicht kürzer, sondern nur dünner wird. Diese Tatsachen zusammen mit der bereits erwähnten groſzen Zugfestigkeit lehren, daſz der Micellarverband in der Längsrichtung der Fibrillen besonders fest und unnachgiebig sein muſz: hier „kann beim Trocknen kein Wasser heraus und bei Quellen keines hinein" (Roux). Durch Neutralisation der Säuren oder der Alkalien geht die Quellung wieder zurück und ähnlich läſzt sie sich durch Dehnen vermindern, was offenbar einem Herauspressen des in die intermicellaren Räume eingelagerten Wassers gleich kommt.[2])

Bereits Brewster (1815) kannte die Doppelbrechung verschiedener bindegewebiger Gebilde z. B. des Pergaments; aber erst W. Müller (1861) hat das anisotrope Verhalten der leimgebenden Fasern genau beschrieben: gleichgültig ob gerade ausgestreckt oder wellig gebogen, sind sie doppelbrechend; sie löschen zwischen gekreuzten Nicols parallel zu ihrer Länge aus und zeigen in Diagonalstellung maximale Helligkeit und zwar bei eingeschalteter Gipsplatte unter $+ 45^{0}$ steigende Farben. Sie verhalten sich also positiv in bezug auf die Faserachse; der groſze Durchmesser der Elastizitätsellipse geht der Länge der Faser parallel. Den einachsigen Charakter entnahm Müller daraus, daſz quer getroffene Fasern unter allen Azimuten dunkel bleiben: die Faserachse wäre also die optische Achse.

Prüft man aber leimgebende Fasern konoskopisch, so ergeben sich ganz dieselben Verhältnisse, wie sie bei den Kutikularfibrillen bereits ausführlich besprochen wurden (s. S. 213): quergetroffene Fibrillen zeigen in konvergentem Licht positiv zweiachsige Interferenzbilder mit kleinem Achsenwinkel; oft

1) Säuren und Alkalien ohne Gegenwart von Wasser, z. B. Alkohol mit geringen Mengen von Essigsäure oder reiner Eisessig, rufen keine Quellung hervor. — Über die ultramikroskopischen Vorgänge bei der Lösung kollagener Fasern vgl. Möller, S. 203. 2) Eine mit Goldchlorid und Ameisensäure behandelte, ziemlich stark gequollene und daher weiche Sehne aus dem Mäuseschwanz führte ich für kurze Zeit in Alkohol über. Dann nahm ich sie heraus, trocknete sie ab und spannte sie einmal kräftig an. Dabei traten überall auf der Oberfläche der Sehne feinste Tröpfchen hervor und zugleich wurde die Sehne erheblich dünner und starr.

ist das Öffnen des Kreuzes in Diagonalstellung so geringfügig, daſz man im Zweifel bleibt, ob man das Objekt als ein- oder zweiachsig ansprechen soll. Leimgebende Fasern in Längsansicht bieten entsprechend negativ zweiachsige Interferenzbilder mit sehr groſzem Achsenwinkel dar. Die Fasern müssen also streng genommen, wenigstens in manchen Fällen, als positiv zweiachsig mit Richtung der I. Mittellinie in der Faserachse gelten, wobei aber infolge der Kleinheit des spitzen Achsenwinkels ein Verhalten ähnlich einem einachsigen Kristall besteht: d. h. Schnitte senkrecht zur I. Mittellinie zeigen nur geringe Doppelbrechung und bleiben daher orthoskopisch unter allen Azimuten dunkel.



Fra du Bois-Reymond phot.

Abb. 142. Achsenbild des Querschnittes einer Sehne vom Bein des Reihers (Ardea).

Zur Untersuchung der Achsenbilder auf quer getroffenen Fasern eignen sich am meisten Querschnitte von getrockneten oder in Alkohol gehärteten Sehnen (Abb. 142). Nimmt man die Schnitte nicht zu dünn, so kann man mit Objektiven hoher Apertur auſzer dem gut kenntlichen dunklen Kreuz bezw. den Hyperbelästen auch noch Interferenzringe wahrnehmen.[1]) Der positive Charakter der Bilder ist mittels der Gipsplatte leicht feststellbar. Längsschnitte von Sehnen zeigen in Orthogonalstellung ein dunkles Kreuz, das beim Drehen des Objekttisches rasch auseinander weicht. Die Anwendung der Gipsplatte belehrt über den negativen Charakter des Bildes. Der Achsenwinkel ist so groſz, daſz selbst beim Gebrauch von Immersionssystemen von der numerischen Apertur 1,30 (und eines entsprechenden Immersionskondensors) die Hyperbelscheitel in Diagonalstellung nicht mehr im Sehfeld des Konoskops verbleiben. Auch frische Sehnen, z. B. aus dem Mäuseschwanz, lassen in Längsansicht sicher das negativ zweiachsige Bild erkennen, sodaſz die Zweiachsigkeit keinesfalls als eine Folge des Trocknens oder Härtens der Sehnen gelten kann. Weitaus das bequemste Objekt, um sich negativ zweiachsige Bilder vorzuführen, sind die Schuppen der Knochenfische, die in Flächenansicht untersucht, die auseinander weichenden Hyperbeläste scharf hervortreten lassen (Genaueres hierüber s. S. 311). Ähnliche Erscheinungen, wenngleich auch viel weniger deutlich, lassen sich an der faserigen Chordascheide der Neunaugen (Alkoholmaterial)

1) Ich möchte bemerken, daß ich auf einigen Sehnenquerschnitten Interferenzbilder wie senkrecht zu einer optischen Achse eines zweiachsigen Materials (vgl. S. 43, Anmerkung) sah.

wahrnehmen. Bei solchen flächenhaften Anordnungen von kollagenen Fasern steht die Achsenebene (und zwar die II. Mittellinie) senkrecht zur Fläche und geht der Faserung parallel.

Die optischen Eigenschaften der kollagenen Fasern ändern sich in auffallender Weise bei mechanischen und chemischen Eingriffen (W. Müller, v. Ebner). Dehnen bedingt Steigen der Interferenzfarben d. h. Verstärkung der Doppelbrechung. Trocknen ruft ihr Sinken hervor und zwar gleichgültig, ob die Sehne dabei frei liegt oder, mäſzig gespannt, an ein Hölzchen gebunden ist. Vergleicht man aber getrocknete und frische Sehnen von demselben Querdurchmesser, so zeigen die ersten viel stärkere Doppelbrechung. Es wirken also beim Eintrocknen zwei Vorgänge einander entgegen, von denen der eine die Interferenzfarbe steigert, der andere — darunter die durch das Trocknen bewirkte Verdünnung der Substanz — sie erniedrigt. Anfangs überwiegt der Einfluſz der Verdünnung, schlieſzlich aber die durch das Trocknen bewirkte Steigerung der Doppelbrechung. Durch Wiederbefeuchten einer getrockneten Sehne kehrt die ursprüngliche Doppelbrechung zurück, ein Hinweis darauf, daſz die Verhältnisse, welche sie bedingen, durchs Trocknen keine grundlegende Änderung erfahren haben.

Beim Quellen — in säure- oder alkalihaltigem Wasser — nehmen die leimgebenden Fasern glasartige Durchsichtigkeit an, und die einzelnen Fibrillen lassen sich nicht mehr unterscheiden; dabei sinkt die Doppelbrechung bedeutend. Macht man die Quellung durch Neutralisation der Säure bezw. des Alkalis rückgängig, so treten die Fibrillen von neuem hervor und die Doppelbrechung wird wieder hergestellt (W. Müller). Besonders belehrend wirkt der folgende, durch v. Ebner angegebene Versuch: man legt zwei Sehnen (aus dem Mäuseschwanz) dicht aneinander und läſzt nun das Reagenz (etwa Essigsäure) hinzutreten; dieses dringt an beiden Stücken von auſzen her gegen die Berührungslinie vor, sodaſz man an jeder Sehne die eine Hälfte in gequollenem, die andere in ungequollenem Zustand beobachten kann.[1]) Dehnen einer gequollenen Sehne steigert die Doppelbrechung wieder.

1) Gesättigte Kochsalzlösung schwächt die Doppelbrechung merklich und zwar unter so geringer Schrumpfung, daß die Verminderung des Querschnittes das Sinken der Interferenzfarben nicht erklären kann. Konzentrierte Chlorcalciumlösung bewirkt allmählich enorme Längenverkürzung, entsprechende Verdickung und glasartige Durchsichtigkeit der Sehne; dabei schwindet die Doppelbrechung fast ganz (v. Ebner). Eintragen in Alkohol ändert die Doppelbrechung leimgebender Fasern nur unwesentlich — es lassen sich sehr hübsche Balsampräparate von alkoholbehandelten Sehnen und anderen bindegewebigen Organen herstellen — ebenso Härtung in Blei- oder Quecksilbersalzen; dagegen geht nach W. Müller die Anisotropie bei Behandlung mit Chromsäure fast vollständig verloren, obwohl die Struktur erhalten bleibt.

Da bei der Quellung fast ausschließlich der Querdurchmesser der Sehne verändert wird, ihre Länge aber im wesentlichen dieselbe bleibt, so fällt die Quellungsachse mit der Richtung des kleinen Durchmessers der Elastizitätsellipse überein.[1])

Bringt man eine Sehne in kochendes Wasser, so schnurrt sie (auch bereits bei 60° bis 70° C) plötzlich unter Verdickung zusammen, wobei die fibrilläre Streifung verloren geht; dabei ändert die Sehne das Gewicht nicht, nimmt also kein Wasser auf, sodaß der Vorgang nicht mit einer Quellung identisch ist (Rollett), wie er auch im Luftbad, Ölbad, oder über erhitztem Quecksilber stattfindet (Engelmann). Die Doppelbrechung sinkt sehr bedeutend bei der Verkürzung und kann durch Zug nicht auf das ursprüngliche Maß gebracht werden (vgl. S. 283). Hindert man eine Sehne durch Anbinden an ein Hölzchen am Zusammenschnurren, so bleibt die fibrilläre Streifung erhalten, wenn man die Sehne in gespanntem Zustand trocknet.[2])

Durch Färbung von kollagenen Fasern z. B. mit Kongorot oder durch Imprägnierung mit Gold- und Silbersalzen läßt sich starker künstlicher Pleochroismus erzeugen. So erscheint eine mit Goldchlorid imprägnierte Sehne, über dem Polarisator allein, in blauen Tönen, wenn ihre Länge seiner Schwingungsrichtung parallel geht, in roten, wenn sie dieselbe rechtwinklig kreuzt (vgl. S. 216).[3])

1) Das gilt auch für Leim: gießt man eine Leimlösung auf einer Platte aus und läßt sie trocknen, so wird sie negativ doppelbrechend in bezug auf die Normale der Schicht, die sich als optische Achse erweist. Schneidet man aus der Platte kreisförmige Stücke und legt sie in Wasser, so nehmen sie an Dicke bedeutend, im Durchmesser kaum zu (v. Ebner). Die Quellungsrichtung fällt hier mit der optischen Achse zusammen, die aber bei einer negativen Substanz der kleinen Achse des Elastizitätsellipsoids entspricht.

2) Erwärmen trockner Sehnen auf eine Temperatur von 100° bis 120° ändert ihre Struktur nicht erheblich; nach dem Befeuchten zeigen sie annähernd dieselben Erscheinungen wie frische Sehnen. Untersucht man trockne Sehnen, während sie noch hohe Temperatur besitzen, so stellt man Steigerung der Doppelbrechung fest. Durch Erwärmen einer trocknen Sehne in steifem Kanadabalsam bleibt die gesteigerte Doppelbrechung dauernd erhalten, was darauf zu beruhen scheint, daß der Balsam erstarrt, ehe die Doppelbrechung absinken kann. Bei gewöhnlicher Temperatur ruft Eintragen in Balsam eher ein Sinken der Interferenzfarbe hervor, ebenso wirkt Damarlack und deutlich reines Terpentinöl. Konzentriertes Glyzerin erhöht die Interferenzfarbe einer trockenen Sehne, erniedrigt die einer feuchten (v. Ebner). 3) Apáthy (Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen, Mitt. Zool. Station Neapel, Bd. 12 (1897), S. 495) sah bei Bindegewebsfibrillen von Hirudineen und Muscheln nach seiner Goldbehandlung Pleochroismus.

Schon an anderer Stelle (s. S. 212) haben wir kurz die durch v. Ebner[1]) entdeckte Umkehrung des Charakters der Doppelbrechung (bei Erhaltung der alten Richtung der optischen Achse bezw. I. Mittellinie), erwähnt, die leimgebende Fasern unter der Einwirkung von Phenolen erfahren, eine Reaktion, die also darin zum Ausdruck kommt, daſz nunmehr etwa eine Sehne unter + 45° in sinkenden und unter — 45° in steigenden Farben erscheint.

Es ergab sich v. Ebner, daſz vor allem einwertige Phenole (Benzophenol, Trinitrophenol, Metakresol, Orthokresol, Metaxylenol) energische negative Doppelbrechung hervorrufen, während von den typischen Dioxybenzolen nur die Ortho- und Metaverbindung, nicht aber die Paraverbindung stark wirksam sind. Von den drei einfachen Trioxybenzolen wurden nur zwei untersucht, die beide sich wenig wirksam erwiesen. Von den drei Oxybenzoesäuren wirkte die Paraverbindung am stärksten, etwas weniger die Meta- und fast gar nicht die Orthoverbindung. Auſzer Phenolen und Phenolsäuren erwiesen sich auch Öle, welche Aldehyde enthalten (Benzaldehyd im Bittermandelöl, Zimmtaldehyd im Zimmtöl) als sehr wirksam und von sauerstoffreien Phenolverbindungen das Amidobenzol.

Unwirksam oder nur im geringen Grade die positive Doppelbrechung vermindernd zeigten sich Hippursäure, Thymol, Naphtol, Alizarin, Diphenylamin, Phenylhydzarin, Nitrobenzol, die Kohlenwasserstoffe (Benzol, Toluol, Xylole, Terpene, Naphtalin) u. Monobromnaphtalin.[2])

Am meisten empfehlen sich zu Versuchen Nelkenöl (Eugenol), Salizylaldehyd, Zimmtaldehyd (Cassiaöl), Anilinöl (Amidobenzol), die auf entwässerte, d. h. mit Alkohol vorbehandelte Objekte wirken müssen, weil die genannten Substanzen sich mit Wasser nicht mischen, die Objekte aber mit ihnen durchtränkt werden müssen. Unmittelbar auf wasserhaltige Objekte lassen sich Kreosot und die sogenannte flüssige Karbolsäure anwenden, am besten reines Phenol in Wasser gelöst; allerdings bleiben die leimgebenden Gewebe von den letztgenannten Substanzen nicht unberührt, sondern Sehnen z. B. erfahren bald Quellung und verlieren dann die Doppelbrechung ganz; auch bei zeitigem Auswaschen kehrt die ursprüngliche positive Doppelbrechung nicht mehr vollständig zurück. Bei den erst erwähnten Verbindungen dagegen läſzt sich die Wirkung durch Auswaschen mit Alkohol wieder ganz rückgängig machen. Recht brauchbar ist

1) Über eine optische Reaktion der Bindesubstanzen auf Phenole, Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl. Bd. 103 Abt. 3 (1894) S. 162, Weitere Versuche über die Umkehr der Doppelbrechung leimgebender Gewebe durch Reagentien, ebendort Bd. 105 (1896), S. 15. 2) Vgl. Anmerkung 2, S. 278.

auch konz. wässerige Lösung von Pikrinsäure (Trinitrophenol), die keine Quellung verursacht.

Rot gegerbtes Leder zeigt, wenn auch viel langsamer als Bindegewebe, eine Umkehr der Doppelbrechung sowohl durch Nelkenöl als Karbolsäure, weiſz gegerbtes Leder aber nur mit Karbolsäure und nicht mit Nelkenöl (v. Ebner).

Die durch Phenole erzeugte negative Doppelbrechung wird durch Spannung, die ja bekanntlich die positive verstärkt (s. S. 277), herabgesetzt und schlieſzlich überkompensiert.

Was die Erklärung der Erscheinung angeht, so hat v. Ebner die Annahme, eine bestimmte chemische Verbindung scheide sich in fester kristallinischer Form im Gewebe in Abhängigkeit von seiner Struktur gleichmäſzig orientiert aus, ohne daſz die Kristalle als solche mikroskopisch nachweisbar wären, abgelehnt. Denn nach seinen Beobachtungen verschwindet die negative Doppelbrechung nicht bei einer bestimmten Temperatur, sondern bei steigender Erwärmung (Versuche mit dem heizbaren Objekttisch) sinkt sie ganz allmählich und kehrt sich endlich um, was mit einem festen Schmelzpunkt von Kristallen nicht verträglich ist. Beim Abkühlen bieten sich die Erscheinungen in umgekehrter Reihenfolge dar. Auch tritt beim Erwärmen die Umkehr der negativen Doppelbrechung in positive nicht für alle Objekte bei gleicher Temperatur ein, am frühesten bei den Sehnen (bei Fingersehnen vom Frosch schon bei 30° Verschwinden der Doppelbrechung). Ebenfalls die Erfahrungen beim Verdünnen der Lösungen scheinen v. Ebner gegen die Kristallisationshypothese zu sprechen, indem möglichst konzentrierte Lösung der betreffenden Stoffe die stärkste Doppelbrechung hervorruft, mit dem Verdünnen die Wirkung aber abnimmt. Auch hier sollte man erwarten, daſz Kristalle sich bei einer bestimmten Konzentration der Lösung ausscheiden, und nicht annehmen, daſz die Zahl der ausgeschiedenen Kristalle von der Konzentration der Lösung abhängt. So sieht sich v. Ebner zur Vorstellung gedrängt, daſz es sich um molekulare Spannungen handle, welche den im natürlichen Gewebe vorhandenen entgegengesetzt seien und dieselben hinsichtlich der Doppelbrechung überkompensierten. Daſz dieser Erscheinung ein chemischer Prozeſz zu Grunde liegt, müsse bei der Spezifität der Substanzen (Phenolcharakter) angenommen werden, und man könnte daran denken, daſz sich eine sogenannte physikalische Verbindung nach veränderlichen Verhältnissen bilde, die die leimgebende Substanz mit dem Reagenz eingeht.

Wie schon früher bemerkt (s. S. 212), ist nach v. Ebner die Wirkung der Phenole unabhängig vom Brechungsindex der betreffenden Flüssigkeiten, da die schwach lichtbrechende Phenol- oder Tinitro-

phenollösung ebenso wirke wie das stark lichtbrechende Nelkenöl oder Zimmtöl; es handele sich zweifellos um einen Effekt, der mit dem chemischen Charakter dieser Substanzen irgendwie zusammenhänge. v. Ebner hebt auch ausdrücklich hervor, daſz Gewebe, die aus Horn, Eiweiſzkörpern (Muskeln), aus Fibroin (Seide) und ebenso aus Stärke und Zellulose bestehen, die Reaktion nicht zeigen.

Angeregt durch die Mitteilung von Möhring (s. S. 209), der an Chitin nicht nur mit Thouletscher Lösung sondern auch mit Phenolen anomale Interferenzfarben erzeugen konnte, habe ich das Verhalten von Sehnenfasern aus dem Mäuseschwanz gegenüber Salicylaldehyd, Nelkenöl, Zimmtaldehyd, Anilin, konzentrierter wässeriger Karbol- und Pikrinsäure mit Rücksicht auf diesen Punkt geprüft. Es ergab sich, daſz auch hier die Umkehr des optischen Charakters unter dem Auftreten anomaler Interferenzfarben vor sich geht. Gemäſz den früheren Darlegungen (s. S. 207) wird diese Erscheinung durch die für die einzelnen Farben des Tageslichtes nach und nach erfolgende Aufhebung der Stäbchendoppelbrechung bedingt. Daher müssen wir auch die Wirkung der Phenole — ob ausschlieſzlich, bleibe dahin gestellt — als eine physikalische der eben genannten Art betrachten und also bei den leimgebenden Fasern wie bei den Chitinfibrillen ein Zusammenwirken von positiver Stäbchendoppelbrechung mit negativer Micellardoppelbrechung annehmen. Im natürlichen Zustand der leimgebenden Faser überwiegt die Stäbchendoppelbrechung. Hebt man sie durch Erfüllung der intermicellaren Räume mit einem Medium von Brechungsindex der Micelle auf, dann kommt deren negative Eigendoppelbrechung zutage. Damit erklärt sich ohne weiteres, daſz die Wirksamkeit der genannten Flüssigkeiten in dem hier ins Auge gefaſzten Punkte durch Verdünnung mit Alkohol bezw. Wasser zugleich mit dem Brechungsindex abnehmen muſz.

Am schönsten konnte ich das Auftreten anomaler Interferenzfarben an Sehnenfasern unter der Einwirkung von Salicylaldehyd und Pikrinsäure beobachten. Eine Faser z. B., die beim Beginn des Versuches Weiſz I. O. darbot, wurde bei Zusatz von Salicylaldehyd nach einander gelbbraun, braunschwarz, tiefblau, grünblau, grüngelb, gelborange, weiſz I. O. Als sie gelbbraun war, lieſz sich mit der Gipsplatte noch positive Doppelbrechung feststellen, bei braunschwarz herrschte bereits negative; die genannte Farbenreihe bewegt sich also innerhalb der I. Ordnung, nämlich von Weiſz I. O. abwärts bis zur Isotropie, dann wieder aufwärts bis Weiſz I. O. Besonders auffallend als anomal selbst für einen Anfänger in derartigen Beobachtungen ist die tiefblaue Farbe, da ein gesättigtes Blau der I. O. sonst vollkommen fehlt. Natürlich sind die erscheinenden Farben verschieden je nach der Dicke des Objektes; ob die Farben sinken oder steigen, erkennt man am einfachsten durch Anwendung der Gipsplatte.

Die Veränderungen der Doppelbrechung welche eine kollagene Faser beim Quellen bezw. beim Trocknen zeigt, betreffen Micellar- und Stäbchendoppelbrechung zugleich. Wie nämlich Ambronn[1]) für das optische Verhalten gedehnter Zelloidin- und Zellulosestreifen ausgeführt hat, findet beim Eintrocknen mit der Verringerung des Querdurchmessers eine weitere Annäherung an Parallelstellung der Teilchen statt. Das gleiche wird man unbedenklich für die leimgebenden Fasern annehmen dürfen. Damit wird sowohl die Eigendoppelbrechung als auch die Stäbchendoppelbrechung des Systems gesteigert. Denn eine volle Summation der Einzelwirkungen der doppelbrechenden Micelle kann nur bei ihrer exakten Parallelstellung stattfinden, und die Stäbchendoppelbrechung erreicht ebenfalls gemäß den theoretischen Darlegungen von O. Wiener bei parallel gestellten Teilchen ihr Maximum. Für die Stäbchendoppelbrechung kommen aber noch weitere Momente in Frage. Es kann sich beim Eintrocknen das Volumverhältnis der beiden Komponenten des doppelbrechenden Systems ändern, das nach Wiener bei einem bestimmten Wert ein Maximum der Doppelbrechung ergibt. Schließlich kann die Stäbchendoppelbrechung noch dadurch erhöht werden, daß die Differenz der Brechungsindices der beiden Komponenten des Systems vergrößert wird, wie es vor allem dann geschehen wird, wenn an Stelle von Flüssigkeit Luft in die intermicellaren Räume eindringt.

Im allgemeinen wird also durch das Eintrocknen die Stäbchendoppelbrechung vergrößert werden. Doch muß man für die Gesamtdoppelbrechung im Auge behalten, daß auch die Micellardoppelbrechung durch das Eintrocknen eine Erhöhung erfährt, also bei negativem optischen Charakter, der Stäbchendoppelbrechung entgegenwirkt. So liegen aber die Verhältnisse bei den kollagenen Fasern, und die früher mitgeteilte Tatsache, (s. S. 277), daß beim Eintrocknen einer Sehne zwei Vorgänge einander entgegenwirken, von denen der eine die Interferenzfarbe steigert, der andere aber sie erniedrigt, würde damit dem Verständnis näher gerückt. Im übrigen ist eine genaue Analyse des Zusammenarbeitens der beim Eintrocknen in Frage kommenden, vorhin genannten Faktoren (Annäherung der Micelle an Parallelstellung, Änderung des Volumverhältnisses und der Differenz der Brechungsindices von Micellen und intermicellarer Masse) nur an Hand quantitativer Untersuchungen und selbst dann nicht einmal vollständig möglich.

Ähnlich dem Trocknen führt auch Dehnen einer Faser Annäherung an Parallelrichtung der Micelle und damit Steigerung von Stäbchen- und Micellardoppelbrechung herbei.

1) Über die akzidentelle Doppelbrechung im Zelloidin und in der Zellulose, Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math. physik. Klasse, 1919.

Da der Vorgang des Eintrocknens, rückläufig betrachtet, als Quellung erscheint, so werden die vorhin genannten Faktoren in entgegengesetzter Weise bei der Quellung tätig sein. Insbesondere muß man annehmen, daß mit dem Einlagern von Wasser zwischen die Micelle ihre Parallelordnung mehr und mehr gestört wird und damit Stäbchen- und Micellardoppelbrechung sinken. Für eine solche Störung spricht auch, daß der (künstliche) Pleochroismus beim Quellen sich ändert bezw. verschwindet. Diese Tatsache ist zusammen mit der anderen, daß bei der Umkehr des Charakters der Doppelbrechung (Beseitigung der Stäbchendoppelbrechung bei negativer Micellardoppelbrechung durch Imbibition mit Flüssigkeiten von geeignetem Brechungsindex) der Pleochroismus unverändert bleibt (s. S. 218), wie Möhring (s. S. 207, Anm. 1) mit Recht ausführt, ein Hinweis dafür, daß diese Umkehr des optischen Charakters nicht auf Quellung beruht.

Weiter aber wird bei der Quellung das Volumverhältnis von Micellen und intermicellarer Masse geändert, zu gunsten der letzten vergrößert, was ebenfalls Änderungen der Stäbchendoppelbrechung herbeiführen wird. Ferner wird in vielen Fällen die quellende Flüssigkeit (im Vergleich zu der natürlichen in den intermicellaren Räumen) den Unterschied der Brechungsindices von Micellen und intermicellarer Masse herabsetzen und damit die Stäbchendoppelbrechung mindern. Das Verschwinden der Doppelbrechung bei der thermischen Sehnenverkürzung (s. S. 278) wird man auf eine weitgehende (und irreversible) Desorientierung der Micelle zurückführen dürfen.[1]) —

Über die Entstehung der leimgebenden Fasern haben wir bereits früher im Zusammenhang mit den allgemeinen Darlegungen betr. Bildung tierischer Fasern (s. S. 198) berichtet. Was bisher darüber und ebenso über den Abbau von kollagenen Fibrillen bekannt geworden ist, stützt durchaus die Vorstellungen über ihren Bau, die wir aus ihrem optischen Verhalten herleiteten.[2]) Hier sei noch auf einige Fälle aufmerksam gemacht, die die Unabhängigkeit der Fibrillenbildung vom Plasma dartuen. Bei *Ammocoetes* werden die drei Schichten, welche die Faserscheide der Chorda bilden, nach einander von der oberflächlichen Zellschicht der Chorda, dem sog. Chordaepithel geliefert,[3]) wachsen

1) Das [illegible] Chlorcalciumwirkung s. S. 277, Anm. 2) Die gequollene [illegible] des Rindes) gab R. O. Herzog und W. Jancke im Röntgeninterferenzbild dasselbe aber etwas weniger deutliche Bild als das Nackenband vgl. S. 329; parallel zum Strahl gerichtet, lieferte die Sehne ein Interferenzbild aus mindestens 4—5 konzentrischen Ringen verschiedener Schwärzung. 3) Nach ne[illegible] (Hans Held, Über die Entwicklung des Axenskeletts der [illegible]. Sächs. Akad. Wiss. Leipzig, Bd. 38, 1921) sind die fibrillären Chordascheiden mesodermalen Ursprungs (nicht Abscheidungsprodukte der Chorda) und werden von feinen verzweigten Ausläufern der Urwirbelzellen gebildet.

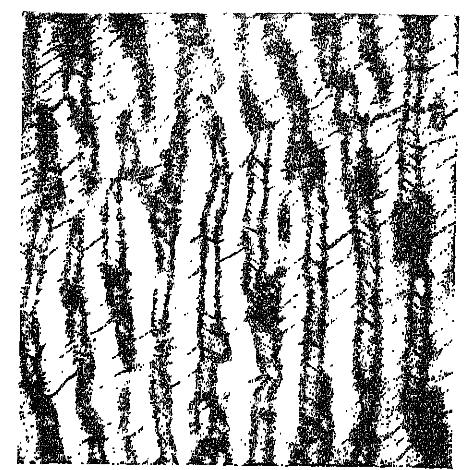
dann aber unter Vermehrung und Verlängerung der Fibrillen weiter, nachdem sie längst jeden direkten Kontakt mit den Bildungszellen verloren haben. Ihre Substanz ist zunächst eine nicht-fibrilläre kolloidale Masse, die nach v. Ebner unter dem Einfluſz orientierter Zug- und Druckspannung zu bestimmt geordneten Fibrillen wird. Wohl die Bildung der leimgebenden Substanz, nicht aber ihre fibrilläre Ausscheidung würde also ein zelluläres Geschehen sein. Daſz wirklich Spannungen in der Chorda vorhanden sind, ergibt sich daraus, daſz sie aufgeschlitzt sich in der Quere zusammenzieht und isoliert sich verlängert. Einer solchen Auffassung von der Entstehung der Fibrillen fügen sich gleich gut die Tatsachen ein, daſz einmal die Fasern in innigster Berührung mit den Zellen, das andere Mal aber in gröſzerer Entfernung davon entstehen, daſz bald und zwar gewöhnlich Zellen und Fasern in der gleichen Richtung verlängert erscheinen, wenn sie nämlich derselben Spannung unterliegen, bald aber, wie beim Zahnbein und in der Chorda, Zellen und Fasern verschieden gerichteten Spannungen ausgesetzt sind und daher auch ihre Längenentwicklung nach verschiedener Richtung darbieten.

Sicher ist, daſz hier noch manches Rätsel zu lösen bleibt; aber der verwickelte Bau und die reichen Leistungen des tierischen Organismus dürfen uns nicht abschrecken, immer und immer wieder rein chemisch-physikalisch erklärbare Anteile aus dem Ganzen herauszuschälen und so das Übrigbleibende einer Analyse besser zugänglich zu machen. Denn es bleibt „der alte Grundgedanke, daſz die Ursachen alles Geschehens in der organischen und unorganischen Welt dieselben sind, noch immer berechtigt, und wir befinden uns auf einem toten Punkte, wenn die formativen Leistungen des Protoplasmas als etwas schlechthin Gegebenes, mit keinerlei Erscheinung der leblosen Natur Vergleichbares betrachtet werden müſzten" (v. Ebner). —

Ähnlich wie bei den Kutikularfibrillen, so bietet auch bei den leimgebenden Fasern, nachdem einmal ihr optisches Verhalten bekannt ist, die Untersuchung in polarisiertem Licht eine wertvolle Hilfe zum Studium des Faserverlaufs. Parallelfaserige Organe wie Sehnen werden in Orthogonalstellung einheitlich auslöschen, in Diagonalstellung aber maximal hell und zwar unter + 45° in steigenden Farben erscheinen.

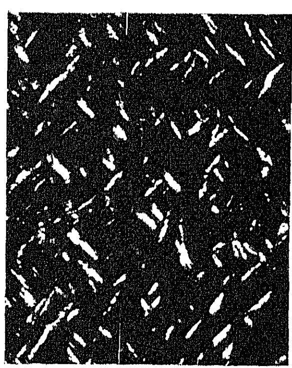
Der wellige Verlauf der Fibrillen, wie er auch bei im allgemeinen gerade dahinziehenden Bündeln häufig ist, bedingt, daſz in der Auslöschstellung einzelne Abschnitte hell bleiben, die den Bündeln eine Art unregelmäſzige Querstreifung verleihen, was bereits

von Mettenheimer[1]) und Valentin beschrieben und an Sehnen, aber auch in anderen Fällen, oft zu beobachten ist. Sind die Wellenbiegungen sehr ausgeprägt, so gehen bei allen Stellungen des Präparates gewisse Abschnitte derselben den Schwingungsrichtungen der



Eva du Bois-Reymond phot.

143. Flachschnitt durch eine Bindegewebslage mit welligem Faserverlauf (aus der Haut einer Schildkröte, Emyda). Vergr. 40 : 1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

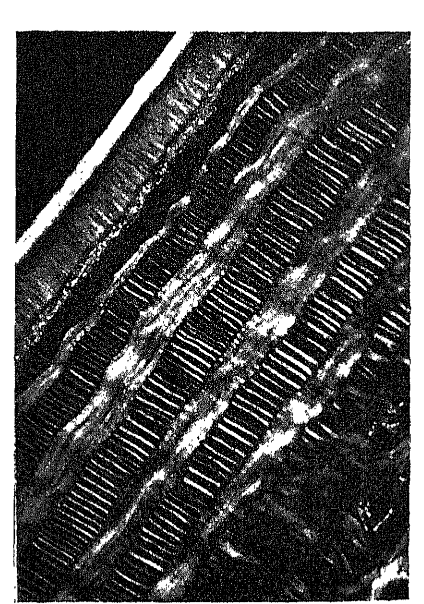
Abb. 144. Regellos sich durchflechtende leimgebende Bündel aus der Lederhaut eines Wales (Grampus griseus). Vergr. 30 : 1.

Nicols parallel und löschen also aus; beim Drehen des Präparates kommen dann immer neue Abschnitte der Fasern in die Auslöschstellung hinein, während die alten sie verlassen, und so entstehen wandernde dunkle Streifen. Z. B. geht in Abb. 143 der Faserverlauf im allgemeinen unter + 45° dahin; durch die kurzen Wellenbiegungen löschen aber schmale und in den benachbarten Fibrillen übereinstimmende Bezirke aus, die im ganzen die scharf ausgeprägten dunklen Streifen ergeben. Bei eingeschalteter Gipsplatte erscheinen die schmalen Streifen rot, die zwischen ihnen gelegenen breiten aber abwechselnd in steigender und sinkender Farbe.

Durchkreuzen sich die Fasern unregelmäßig nach verschiedenen Richtungen, so werden in polarisiertem Lichte überwiegend diejenigen hervortreten, welche bei der jeweiligen Stellung des Präparates diagonal verlaufen, und das Bild zwar mit dem Wechsel des Azimuts in den Einzelheiten sich ändern, in großen Zügen aber dasselbe bleiben (Abb. 144).

1) Über eine optische Erscheinung an dem Sehnengewebe, Reicherts und du Bois' Archiv 1860, S. 354.

In der Lederhaut der niederen Wirbeltiere halten die leimgebenden Fasern eine Ordnung ein, die außerordentlich an den Aufbau der kreuzschichtigen Lagen der Kutikulen (s. S. 221) erinnert, was mit ihrer ähnlichen mechanischen Beanspruchung zusammenhängt. Besonders weit geht diese Analogie in der Lederhaut der Weichschildkröte *Emyda* an den unverknöcherten Stellen des Panzers. [1]) Sie umfaßt mehrere Lagen, deren jede aus parallel verlaufenden, bandartig abgeplatteten und auf der Kante stehenden leimgebenden Bündeln besteht, die in der gleichen Schicht vielfach unter spitzen Winkeln sich vereinigen, sodaß man eine solche Lage auch als eine von zahlreichen Schlitzen durchsetzte parallelfaserige Bindegewebsplatte auffassen könnte. In benachbarten Schichten ist der Verlauf der Bündel rechtwinkelig gekreuzt. Ferner treten durch die eben genannten Schlitze vertikale Bündelchen leimgebender Fasern hindurch und halten so die übereinander gelegenen Bindegewebsplatten zusammen, wobei sie sich jedesmal nach dem Passieren einer solchen Platte in ziemlich verwickelter Weise umordnen.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 145. Querschnitt durch die Oberhaut und Lederhaut einer Weichschildkröte (Emyda). Vergr. 70 : 1.

Querschnitte durch die Haut von *Emyda* bieten äußerst charakteristische Bilder, wenn die Schnittrichtung einer der beiden Kreuzungsrichtungen in den horizontalen Lagen parallel geht; alsdann erscheinen nämlich die Balkenlagen abwechselnd längs und quer getroffen. Betrachtet man nun einen solchen Schnitt zwischen gekreuzten Nicols (Abb. 145), so bleibt er in Orthogonalstellung fast völlig dunkel, in Diagonalstellung leuchten die längsgetroffenen Balken auf, die quer, d. h. senkrecht zur optischen Achse durchschnittenen dagegen bleiben auch jetzt dunkel; nur die zwischen je

1) Vgl. W. J. Schmidt Die Panzerhaut der Weichschildkröte Emyda granosa und die funktionelle Bedeutung ihrer Strukturen, in Arch. f. mikr. Anat. Bd. 95, Abt. I. (1921), S. 186; ferner Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen (bei Emyda granosa) in polarisiertem Licht, Arch. f. Zellforsch. Bd. 16 (1921), S. 1.

zwei Balkenquerschnitten hindurch tretenden vertikalen Fasern, die sich ebenfalls in optisch wirksamer Stellung befinden, treten hell hervor. Da sie die längs getroffenen horizontalen Lagen senkrecht durchbrechen, so nehmen beim Einschalten einer Gipsplatte horizontale und vertikale Fasern entgegengesetzte Farben an, während die quer getroffenen rot erscheinen. —

Als ein Beispiel einer recht verwickelten Faseranordnung sei an Hand V. v. Ebners Arbeiten das Verhalten der faserigen Chordascheiden der niederen Fische besprochen. Die einfachsten Zustände begegnen uns beim Schleimaal *(Myxine)*. Die Faserscheide besteht aus einer äußeren, mittleren und inneren Schicht, die am Querschnitt mit Ausnahme eines dorsalen und ventralen, linken und rechten Punktes der Chorda scharf gesondert sind. Diese genannten Punkte bieten sich in Flächenansicht gleich Längsnähten dar. Innerhalb jeder Schicht laufen die leimgebenden Fasern zirkulär zur Chordaachse, parallel zu einander, aber in Wellenbiegungen, die in der äußeren und inneren Schicht gleichen Gang einhalten, in der mittleren aber entgegengesetzten, wie sich aus Flächenansichten der Faserscheide ergibt. Nur an den genannten vier Nahtlinien fällt der Faserverlauf der drei Schichten zusammen, ist rein transversal in bezug auf die Chorda.

Querschnitte durch die Chorda als Ganzes geben orthoskopisch ein negatives Kreuz in der Faserscheide, wie bei dem im allgemeinen zirkulären Verlauf der positiv doppelbrechenden kollagenen Fibrillen nicht anders zu erwarten ist (vgl. Abb. 172 S. 332). Ein Längsschnitt, der gerade durch eine Naht geht, bleibt unter allen Azimuten dunkel, weil seine sämtlichen Fasern quer getroffen sind; alle anderen Längsschnitte aber bieten ein verschiedenes Verhalten der drei Schichten dar, meist so, daß bei eingeschalteter Gipsplatte die äußere und innere entgegengesetzt gefärbt erscheinen wie die mittlere.

Ein isoliertes Stück der Faserscheide zeigt in Flächenansicht unter Wirkung der Gipsplatte ziemlich einheitlich steigende Farbe, wenn die Querrichtung des Präparates, die der vorherrschenden Faserrichtung entspricht, diagonal durch die positiven Quadranten geht, sinkende, wenn sie die negativen Quadranten durchschneidet. Bringt man aber das Präparat in Orthogonalstellung, sodaß die genannten Nahtlinien den Schwingungsrichtungen der Nicols parallel gehen, so sieht man abwechselnd entgegengesetzt gefärbte Streifen seitlich von den in der Farbe des Gipsgrundes erscheinenden Nahtlinien; der Faserverlauf in den letzten geht ja jetzt orthogonal; die Wirkung der Fasern zwischen den Nähten aber muß infolge der Wellenbiegung entgegengesetzt sein (vgl. S. 285).

Man sollte nun erwarten, daſz die entgegengesetzten Wellenbiegungen in der mittleren Schicht die Wirkung der äuſzeren und inneren kompensierten, und in der Tat bleibt nach Aufhellung des Präparates nur eine sehr schwache Gesamtwirkung zu Gunsten der beiden, zusammen die mittlere an Dicke übertreffenden Schichten übrig. Untersucht man aber ein frisches Präparat in Wasser, so sieht man eine kräftige Wirkung im Sinne der inneren und äuſzeren Schicht, wenn seine Innenfläche nach oben weist, dagegen eine fast ebenso kräftige Wirkung der mittleren Schicht, wenn es umgekehrt dem Objektträger aufliegt. Diese seltsame Erscheinung möchte v. Ebner so erklären, daſz die innere Schicht bei ihrer geringen Dicke sich gar nicht geltend macht und daſz das vom Polarisator kommende Licht nur von der ihm zunächst liegenden Schicht polarisiert wird, dann aber durch die Spalten zwischen den Bündeln der darüber liegenden dicken Schicht ohne Veränderung hindurchdringt.

Ähnliche Verhältnisse kehren bei den Neunaugen (Petromyzonten) wieder; doch sind die Seitennähte weniger deutlich und im Schwanzabschnitt kommt es zu einer Verschiebung der Faserbiegungen derart, daſz die Seitenlinien sich den Hauptnähten nähern, mit ihnen verschmelzen und dann wieder von ihnen entfernen, was vor allem in polarisiertem Licht und zwar bei Orthogonalstellung deutlich wahrnehmbar ist.

Übrigens beobachtete ich bei konoskopischer Untersuchung der Chordascheide von Neunaugen in Flächenansicht (allerdings sehr undeutliche) negativ zweiachsige Interferenzbilder mit sehr groſzem Achsenwinkel; da sie eine Wirkung von längs verlaufenden Fasern sind, wären beim Faserquerschnitt (den ich nicht prüfen konnte) positiv zweiachsige Konoskopbilder mit sehr kleinem Achsenwinkel zu erwarten, wie sie uns ja bereits anderswo bei leimgebenden Fasern (s. S. 276) begegnet sind (vgl. auch die Ausführungen S. 213). —

Auch die Hornhaut des Auges (die Cornea) der Wirbeltiere, die in ihrer Hauptmasse (dem sog. Stroma) aus kollagenen Elementarlamellen besteht, die man sich nach Virchow als breite und dünne Bänder vorstellen muſz, welche sich unter groſzen Winkeln überkreuzen und mit sehr geringen Neigungswinkeln durchflechten, sodaſz sie nur wenig von der Oberfläche abweichen, zeigt Erscheinungen der Doppelbrechung, wie schon Brewster und Valentin bekannt war. Der letzte Autor berichtet, daſz die isolierte Hornhaut des Menschen in der Regel ein dunkles den Schwingungsrichtungen der Nicols entsprechendes Kreuz liefert, das beim Drehen des Objekttisches unverändert bleibt oder (und so oft an getrockneten Horn-

häuten) sich öffnet, selten noch von einem farbigen Ring durchsetzt wird. Während Valentin die optische Achse überall senkrecht zur Kugelschale der Cornea anzunehmen geneigt war, wurde die Erscheinung von A. Rollett[1]) auf ein Überwiegen der in meridionaler Richtung verlaufenden Faserzüge zurückgeführt, deren jeder positiv einachsig doppelbrechend ist mit Richtung der optischen Achse in der Längsachse, wie ja schon W. His[2]) festgestellt hatte, dafz auf Querschnitten der Cornea senkrecht getroffene Faserbündel dunkel bleiben. v. Ebner bezeichnet die Doppelbrechung der frischen Cornea als gering, ebenso Fleischl. Das stimmt auch zu den Angaben von J. W. Nordenson[3]), der die Stärke der Doppelbrechung an der toten menschlichen Hornhaut zu 0,00059, an der des lebenden Auges dagegen nur zu 0,0003 im Durchschnitt bestimmte, und die beobachteten Unterschiede auf Änderung der Spannungen in der Cornea zurückführte.

Neuestens hat L. Koeppe[4]) das Verhalten der lebenden Hornhaut des menschlichen Auges (Beleuchtung mittels der Gullstrand-Spaltlampe mit eingeschaltetem Polarisator, Beobachtung — in dem von der Iris reflektiertem Licht — durch Mikroskop mit binokularem Tubusaufsatz und Tubusanalysator) in polarisiertem Licht untersucht. Bei geeigneter Versuchsanstellung sieht man in der sonst klaren und durchsichtig erscheinenden Hornhaut ein feines, dunkles kreuzstreifiges Liniensystem, welches das Hornhautstroma in allen seinen Lagen durchsetzt; die Linien verlaufen im allgemeinen geradlinig, überschneiden sich in rhombischen Maschen und zeigen auch hier und da Verzweigungen. Beim Drehen des analysierenden Nicols, treten immer neue Liniensysteme hervor. Ferner finden sich in der zentralen Hornhautpartie eigenartige „Sternbezirke“, die aus einer innigen etwa radiär erfolgenden Durchkreuzung sämtlicher Linien hervorzugehen scheinen. Koeppe deutet das dunkle Liniensystem als die zwischen den kollagenen Bündeln befindliche Kittmasse, die gewissermafzen ein Negativ des Faserverlaufs darstellt. Diese Masse ist nach Koeppe entweder einfach brechend oder doppelbrechend mit radial gestellter

1) Über die Hornhaut, in Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben, Leipzig 1868. 2) Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der Cornea, Basel 1866. 3) Über die Größe der Doppelbrechung der Hornhautsubstanz, Arch. f. Ophthalm., Bd. 105 (1921), S. 721. Nordenson bestimmte die Doppelbrechung aus der Interferenzfarbe, wobei er sich für das lebende Auge einer Anordnung ähnlich wie Koeppe (s. folgende Anmerkung) bediente. 4) Die ultra- und polarisationsmikroskopische Erforschung des lebenden Auges und ihre Ergebnisse, Bern und Leipzig 1921.

optischer Achse. Daſz die Hornhautfasern stets hell bleiben, wie auch immer ihre Lage zu den Schwingungsrichtungen der Nicols und deren gegenseitige Stellung sein mag, erklärt sich aus dem auſzerordentlich verwickelten Strahlengang bei der Beobachtung, von dem hier nur erwähnt sei, daſz das Licht auf dem Wege zur Iris nicht nur durch die vielfach einander überkreuzenden Lamellen des Stromas in zahllose Gruppen polarisierter Komponenten zerlegt wird, sondern daſz es auch ähnliche Veränderungen durch das Hornhautepithel, die Descemetsche Membran und das Hornhautendothel erfährt, und daſz sich die gleichen Vorgänge beim Rückgang des reflektierten Lichtes wiederholen. Unter solchen Umständen ist es nicht erstaunlich, daſz einerseits sich unter allen Azimuten und bei verschiedenster gegenseitiger Stellung der Nicols stets Strahlen finden werden, die den Analysator passieren können, sodaſz im allgemeinen Helligkeit herrschen muſz, und daſz andererseits die Bedingungen für das beste Hervortreten der dunklen Linien innerhalb weiter Grenzen wechseln.

Koeppe spricht der in ihren natürlichen Verhältnissen befindlichen Hornhaut eine bedeutend stärkere Anisotropie zu, wie der ausgeschnittenen und führt das wesentlich auf die Spannung (den einseitigen Druck) zurück, in der sich die Cornea während des Lebens befindet (s. dagegen oben Nordenson).

Drückt man nach Fleischl[1]) einen frisch enukleierten Augapfel von den Seiten her zusammen, oder steigert man auf sonst eine Weise den intraokularen Druck, so wird seine Hornhaut undurchsichtig. Allmähliche Zunahme des Druckes vermehrt entsprechend die Trübung der Cornea; ruckweises Zusammenpressen verleiht ihr augenblicklich porzellanartiges Aussehen und bei plötzlichem Nachlassen des Druckes kehrt ebenso schnell ihre glasartige Beschaffenheit wieder. Dieselben Erscheinungen lassen sich wahrnehmen, wenn man die ausgeschnittene Cornea über das Ende eines Glaszylinders bindet, durch den von der anderen Seite her ein Luftdruck auf die Hornhaut ausgeübt wird, und ähnlich, wenn man die Cornea lokal drückt, an einem kleinen Bezirk in der Umgebung der Druckstelle. Untersuchung in polarisiertem Licht lehrt, daſz die ungespannte Cornea fast isotrop, die gespannte aber doppelbrechend ist und von einem den Schwingungsrichtungen der Nicols entsprechenden dunklen Kreuz durchsetzt wird. Das Undurchsichtigwerden der Cornea hängt also mit ihrer Doppelbrechung zusammen: es tritt eine Änderung im Brechungsindex der besonders beanspruchten Elemente gegenüber ihrer Umgebung ein, sodaſz ein optisch inhomogenes

1) Über eine optische Eigenschaft der Cornea, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl. Bd. 81 (1880) III. Abt. S. 47.

Medium entsteht, was vielfache Reflexionen des durchgehenden Lichtes, d. h. Herabsetzung der Durchsichtigkeit, bedingt.

Fleischl hat daraus auch schließen wollen, daß die Trübung der Hornhaut bei Glaukom mit der intraokularen Drucksteigerung zusammenhänge, eine Anschauung, die auch später von Silex [1]) vertreten wurde. Doch fand Koeppe intravital bei glaukomatösen Hornhäuten dieselbe Doppelbrechung wie bei normalen und nimmt also an, daß die Hornhautvorwölbung als Funktion des inneren Augendruckes nicht einen so bedeutenden Einfluß auszuüben vermag, um durch eine neue oder anders gerichtete Form der Doppelbrechung den Vorgang der glaukomatösen Hornhauttrübung im Sinne von Fleischl und Silex zu erzeugen. Auch die Annahme von Schmidt-Rimpler, das glaukomatöse Regenbogenfarbensehen entstehe durch intravitale Doppelbrechung der Hornhautsubstanz, lehnt Koeppe ab.

ABSCHNITT II

DER KNORPEL

Schon Wilhelm Müller (1861) [2]) war durch die polarisationsmikroskopische Untersuchung des Knorpels zum Ergebnis gekommen, daß seine Interzellularmasse aus zahlreichen kleinsten positiv einachsigen Gebilden bestehe, die mit ihren Hauptschnitten dem Längsdurchmesser der Zellen parallel lägen. Indem er diese Beobachtung zu den von ihm am Bindegewebe gemachten in Beziehung setzte, äußert er, daß im fibrillären Bindegewebe (abgesehen von den chemischen Unterschieden) „noch der mehr mechanische Akt der Sonderung ganzer Gruppen der einachsigen, positiv doppelbrechenden Molekeln zu den sogenannten Primitivfibrillen kommt, welcher beim Knorpel gewöhnlich unterbleibt".

Erst später erkannte man durch Behandeln von Knorpelstücken mit Trypsin und mittels anderer Verfahren, daß auch im Knorpel leimgebende, gewöhnlich sehr feine Fasern vorhanden sind. Sie verlaufen nahe der Knorpeloberfläche dieser parallel, im Innern in verwickelter Weise, indem sie sich filzartig verflechten, aber doch gewisse Hauptrichtungen einhalten, nämlich einerseits die Zellen und Zellgruppen nach allen Richtungen konzentrisch umkreisen, andererseits aber auch die Neigung haben, parallel zur Längsachse der Zellen d. h. in den sie trennenden Grundsubstanzbrücken zu verlaufen, Tatsachen, die vor allem durch die Untersuchungen von F. C. C. Han-

1) Über das Wesen der glaukomatösen Hornhauttrübung, Arch. f. Augenheilkunde Bd. 42 (1901) S. 125. 2) Beiträge zur Kenntnis der Molekularstruktur thierischer Gewebe, Zeitschr. f. rat. Med. 3. Reihe Bd. 10 (1861), S. 173.

s e n [1]) gesichert wurden. In manchen Fällen (Faserknorpel) treten die leimgebenden Fibrillen zu stärkeren Bündeln zusammen, die ohne weitere Vorbehandlung sichtbar sind.

Sehr bemerkenswert sind die Angaben von F. C. C. H a n s e n über die B i l d u n g der leimgebenden Fasern im Knorpel; teils soll das Kollagen amorph abgeschieden und dann im Sinne v. E b n e r s durch Zug- und Druckwirkungen fibrillär differenziert werden, teils aber treten nach diesem Autor (vor allem im Kehlkopf- und Luftröhrenknorpel größerer Säuger) kurze, starre, gerade oder leicht gekrümmte in der Regel zugespitzte Fibrillen auf, die unmittelbar an der Oberfläche der Zellen erscheinen, „gleich als ob sie d u r c h e i n e A r t A u s k r i s t a l l i s a t i o n angelegt wären"; ähnliches Aussehen haben auch die „Asbestfibrillen", die man oft entfernt von den Zellen in älteren Knorpeln auftreten sieht.

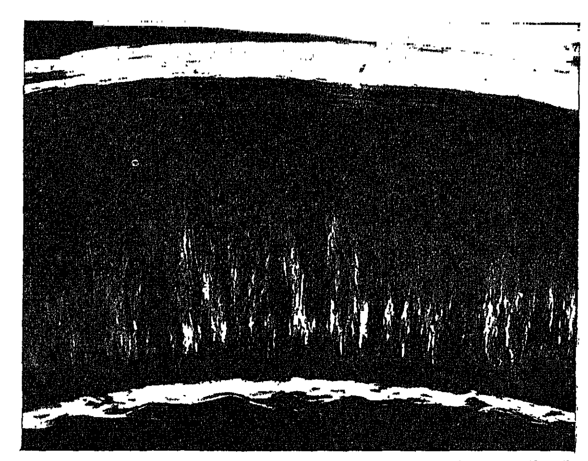
Die Anordnung der Zellen, die ja bis zu einem gewissen Grade jene der Fibrillen wiederspiegelt, und ebenso das Massenverhältnis von Zellen und Interzellularsubstanz und deren größere oder geringere Festigkeit hat sich in vielen Fällen als der mechanischen Bewirkung angemessen erwiesen, der das betreffende Knorpelgebilde unterliegt: f u n k t i o n e l l e S t r u k t u r d e s K n o r p e l s.[2]) Neuestens unterscheidet A. B e n n i n g h o f f [3]) als funktionell wichtige Bauelemente des Knorpels einerseits die C h o n d r o n e, jene Anteile der Grundmasse, die in schalenartigen Schichten mit konzentrischer Faseranordnung die Zellen umgeben („Territorien" früherer Autoren), andererseits die zwischen ihnen gelegenen I n t e r t e r r i t o r i a l m a s s e. Die ersten verleihen dem Knorpel seine Druckfestigkeit und Federung und vertreten die — als durchgehende Fibrillenzüge fehlenden — Drucktrajektorien; die Zugtrajektorien des Knorpels werden durch die Fasern in der Interterritorialmasse dargestellt. —

Nachdem die Anwesenheit von leimgebenden Fasern im Knorpel sichergestellt war, wurden s i e als die Träger der Doppelbrechung angesprochen, und schon v. E b n e r (1882) kam zum Ergebnis, daß die P o l a r i s a t i o n s b i l d e r v o n d e r v o r h e r r s c h e n d e n R i c h t u n g d e r F i b r i l l e n i m K n o r p e l a b h ä n g i g sind. Weitere Stützen erhält diese Auffassung dadurch, daß D r u c k und

1) Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen, I Der Hyalinknorpel Anat. Hefte, Bd. 27 (1905) S. 538. 2) I. S c h a f f e r, Trajektorielle Strukturen im Knorpel, Verh. Anat. Ges. 1911, S. 262, s. auch die anschließenden Diskussionsbemerkungen von G e b h a r d t. Gerade so wie beim Knochen (s. S. 300) kann also auch hier die polarisationsmikroskopische Untersuchung wesentlich zur Aufklärung dieser Verhältnisse beitragen, wie S c h a f f e r und G e b h a r d t z. B. für den Oberschenkel vom Frosch gezeigt haben. 3) Über den funktionellen Bau des Knorpels, Verh. Anat. Ges. 1922, S. 250.

Zug die Doppelbrechung des Knorpels so verändern, wie es mit Rücksicht auf den Faserverlauf auch sonst bei kollagenen Fasern zutrifft. Trocknen vermindert die Doppelbrechung, Wiederbefeuchten stellt sie wieder her; Behandlung mit Phenolen kehrt den Charakter der Doppelbrechung um.

Einige Beispiele mögen das Gesagte etwas weiter ausführen. Ein ungefärbter Längsschnitt durch einen Luftröhrenknorpel vom Reh [1]) *(Cervus capreolus)* läſzt im gewöhnlichen Licht an seinen Rändern das längsfaserige Perichondrium, ferner an der konvexen Seite in dem oberflächlichen Teil seiner Masse Zellen erkennen, deren gröſzter Durchmesser dem Faserverlauf im Perichondrium parallel geht, in seinem umfangreichsten mittleren Teil aber solche mit dem längsten Durchmesser senkrecht zur Knorpeloberfläche; an der konkaven Seite waren längs zur Knorpeloberfläche gerichtete Knorpelzellen kaum sichtbar. Bei eingeschalteter Gipsplatte erscheint unter + 45 ° das Perichondrium und an der konvexen Seite die zwischen den Zellen gelegene Knorpelmasse in steigender Farbe; im mittleren Teil leuchtet ein feinfaseriges Gerüst, dessen Maschen den neutral bleibenden Knorpelzellen entsprechen, in sinkenden Farben hervor, wie es gemäſz der genannten Regel für die Beziehungen zwischen der Zellform und dem Verlauf der leimgebenden Fasern zu erwarten war (Abb. 146). Die beiden gegensätzlich gefärbten Gebiete sind durch neutrale Zonen getrennt. Aus diesem Bilde können wir also entnehmen, daſz in der Oberfläche des Knorpels die vorherrschende Richtung der Fasern wie im Perichondrium ist, mehr nach innen aber eine Umordnung der kollagenen Fasern eintritt, derart, daſz sie hier senkrecht zur Knorpelfläche gestellt sind. [2])

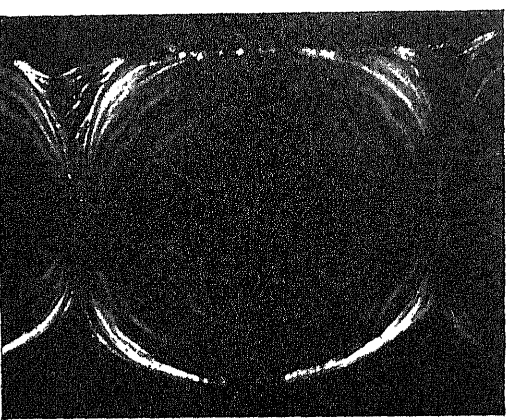


E. Leitz, Wetzlar, phot. Vergr. 30 : 1.

Abb. 146. Längsschnitt durch einen Luftröhrenknorpel vom Reh (Cervus). Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal!

1) Vgl. W. I. Schmidt, Die Naturwissenschaften, 8. Jhg. (1920), S. 783. 2) Vgl. das bei Benninghoff (a. a. O.) gegebene Bild des Faserverlaufs in einem Trachealknorpel.

Querschnitte durch die knorpeligen Flossenstrahlen eines Haies *(Acanthias)* ließen in gewöhnlichem Licht (abgesehen von besonderen Differenzierungen, die mit den Verbindungen benachbarter Flossenstrahlen zusammenhängen, auf die aber hier nicht näher eingegangen werden soll) eine Anordnung der Knorpelzellen in undeutlich konzentrischen Lagen erkennen, die durch ziemlich breite Streifen zellfreier Grundsubstanz getrennt waren. Diese letzten traten in polarisiertem Licht aufleuchtend hervor (Abb. 147), und zwar erschien der Durchschnitt des ganzen Knorpels wie auch das umhüllende Perichondrium in der Farbenverteilung eines negativen Kreuzes, woraus ein zirkulärer Faserverlauf zu entnehmen ist. In der Tat erweisen sich Längsschnitte durch einen solchen Flossenstrahl im wesentlichen als negativ in bezug auf die Länge und die Knorpelzellen stehen in Querreihen.



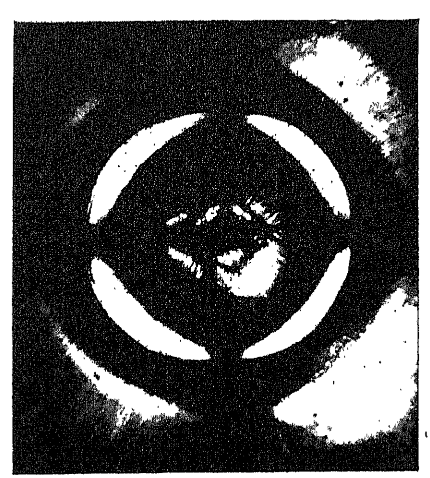
Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 147. Querschnitt durch den knorpeligen Flossenstrahl eines Haies (Acanthias). Vergr. 30 : 1.

Sehr zierliche Bilder bieten Querschnitte durch die Wirbel erwachsener Haie dar. Ihr knorpeliger Körper hat bekanntlich die Gestalt eines Zylinders, von dessen beiden Endflächen her trichterförmig sich verengende Hohlräume ausgehen, die sich in der Mitte des Wirbels miteinander vereinen und von Chordagewebe erfüllt sind. Diesem Doppeltrichter im Verlauf folgend, zieht durch den Knorpel eine verkalkte wandartige Zone hin, die ihn also in einen inneren, der Chorda anliegenden und einen äußeren Teil gliedert. Auf Querschnitten mitten durch den Wirbel, auf denen also der Doppeltrichter als Ring erscheint, findet man im Zentrum die Chorda, darum den inneren Knorpel, dann die verkalkte Zone und schließlich den äußeren Knorpel. Zwischen gekreuzten Nicols (Abb. 148, *Acanthias)* zeigt der Chordarest ein positives Kreuz, das im angrenzenden Teil der inneren Knorpelmasse eine schwache Fortsetzung erfährt; dann folgt eine neutrale Zone; die an den verkalkten Knorpelring anstoßende Partie der inneren Knorpelmasse aber gibt ein sehr kräftiges negatives Kreuz. Außerhalb des undurchsichtigen und daher dunkelbleibenden verkalkten Knorpelringes

tritt (im Zusammenhang mit einer radialen Anordnung der Knorpelzellen) wiederum ein strahlig gegliedertes positives Kreuz auf.

Schaffer hat auch den Knorpel niederer Wirbeltiere z. B. die knorpeligen Flossenstrahlen von *Ammocoetes* polarisationsmikroskopisch untersucht und kommt zum Ergebnis, daß auch hier wesentlich die fibrillären Bestandteile die Doppelbrechung bedingen, und hebt auch für diese Knorpeln die Tatsache hervor, daß häufig die Lage der optischen Achse in ihren äußeren Teilen parallel zur Oberfläche, im Inneren aber senkrecht dazu geht, wobei die optisch gegensätzlichen Zonen durch eine optisch neutrale getrennt sind. Mit Schaffer wird man diese Verhältnisse nicht durch eine einfache Umlagerung der Faserbündel, sondern durch eine Neuprägung von Fibrillen erklären wollen, wobei nach dem genannten Autor die Verlaufsrichtungen durch den orientierten Wachstumsdruck bestimmt werden. In Fällen, in denen Fibrillen fehlten, bezw. nicht nachweisbar waren (innerer Teil des harten Knorpels von *Myxine)* möchte Schaffer die Polarisationsverhältnisse einfach durch die herrschenden Spannungen erklären.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

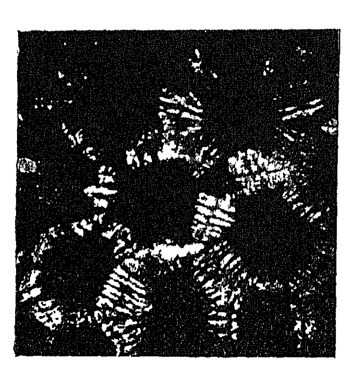
Abb. 148. Mittlerer Teil eines Querschnitts durch einen Wirbel vom Dornhai (Acanthias) Vergr. 30 : 1.

Bekanntlich tritt häufig im Knorpel eine nachträgliche Inkrustation der Grundsubstanz mit Kalk ein, der (wie im Knochen) nicht bezw. nur schwach doppelbrechend ist. Eine besondere Ausbildung zeigen die verkalkten Knorpel des Selachierskeletts, deren Ober- (bezw. Außen-) fläche wie mit polygonalen 3- bis 6 eckigen Kalkplatten gepflastert erscheint. Wie Gebhardt[1]) dargetan hat, liegt dieser Struktur ein sehr gesetzmäßig gebautes Netz von leimgebenden Fasern zu Grunde, deren Hauptzüge sich in drei Richtungen unter je 60° zueinander überschneiden und so einen strahligen Bau der Platten, in die sie eintreten, vortäuschen. Die Fasern sind schon in gewöhnlichem Licht sichtbar, treten aber gegenüber den verkalkten Anteilen in polarisiertem auffallend hervor, stets senkrecht zu den Grenzen benachbarter

1) W. Gebhardt, Einige mechanisch interessante Bindegewebstrukturen, Verh. Anat. Ges. 1914 (S. 205).

Platten verlaufend (Abb. 149). Gebhardt stellt sich vor, daß die Ausbreitung des Kalkes von den Knotenpunkten des Bindegewebsnetzes in ähnlicher Weise ausgeht wie die Niederschläge in kolloidalen Medien von verschiedenen Diffusionszentren aus (Liesegang-Phänomen); wie dort die benachbarten Diffusionsgebiete durch eine freie Zone voneinander geschieden bleiben, so verschmelzen auch hier die Kalkplatten nicht.

Auch das knorpelähnliche (chondroide) Gewebe, wie es in der sogenannten Radulastütze der Schnecken vorkommt, zeigt nach Schaffer[1]) Doppelbrechung und zwar verhalten sich die Grundsubstanzbalken (z. B. bei *Ampullaria)* positiv einachsig in bezug auf ihre Längsrichtung, was auch hier mit einer entsprechenden, feinen, dichten und gleichmäßigen Fibrillierung Hand in Hand geht. Bemerkenswert ist, daß, ähnlich wie im echten Knorpel, die doppelbrechenden Fasern an der Oberfläche der Knorpelstücke parallel zu dieser, im Innern aber vorwiegend senkrecht dazu angeordnet sein können (Radulaträger von *Haliotis)*.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 149. Flachschliff durch die Kalkkruste eines Knorpels vom Rochen (Raja). Vergr. 15 : 1.

ABSCHNITT III

DER KNOCHEN[2])

Knochen besteht aus leimgebenden Fasern, die durch eine kalkhaltige Interfibrillärmasse zusammengehalten werden, in der zugleich die Knochenzellen ihren Platz finden, die durch verästelte Ausläufer miteinander verbunden sind.

1) Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes, I. Teil Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 70 (1901) S. 109, II. Teil ebendort Bd. 80 (1906), S. 155 III. Teil ebendort, Bd. 97 (1901) S. 1, IV. Teil ebendort, Bd. 105 (1913) S. 280. 2) Die wichtigsten Arbeiten, welche die Doppelbrechung des Knochens berücksichtigen, sind: V. v. Ebner, Über den feineren Bau der Knochensubstanz, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 72, III. Abt. (1875) S. 49, Untersuchungen über das Verhalten des Knochens im polarisierten Licht ebendort Bd. 70 (1874) S. 105, Sind die Fibrillen des Knochengewebes verkalkt oder nicht? Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29 (1878) S. 213. I. Schaffer, Über den feineren Bau fossiler Knochen, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 98, Abt. III, (1890) S. 319; W. Gebhardt, Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens, Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 11 (1901), S. 383, Bd. 20 (1906), S. 187; Ziegler, Studien über den feineren Bau des Röhrenknochens und dessen Polarisation, Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie, Bd. 85 (1906), S. 248.

Die Erscheinungen, die normaler Knochen, zwischen gekreuzten Nicols zeigt, sind durch die Anwesenheit und die Verlaufsrichtung der positiv einachsig doppelbrechenden kollagenen Fasern bedingt. Denn, wenn man die Kalksalze (meist phosphorsaurer und kohlensaurer Kalk) [1]) durch Säuren unter Vermeidung von Quellung entfernt, bleibt die Anisotropie fast ungeändert. [2]) Wenn aber die leimgebenden Fasern durch Glühen von Schliffen auf dem Platinblech bis zum Weißwerden oder durch langdauerndes Auskochen von Schliffen bei 120 ⁰ C im zugeschmolzenen Glasrohr zerstört werden, so ändert sich das charakteristische Verhalten des normalen Knochens vollkommen. Alsdann entstehen nämlich sehr feine, röhrenartige, luftgefüllte Hohlräume anstelle der Fibrillen, die Stäbchendoppelbrechung erzeugen und dem in Luft untersuchten Knochen eine — gegenüber seinem ursprünglichen Zustande — verstärkte positive Doppelbrechung erteilen. Wasser- oder Alkoholzusatz vermindert die Doppelbrechung so behandelter Schliffe, Glyzerin hebt sie fast auf und Terpentinöl, Nelkenöl, Bergamottöl, Olivenöl, Xylol, Damarlack, Kanadabalsam und Schwefelkohlenstoff machen den Schliff deutlich, wenn auch schwach negativ doppelbrechend. [3])

v. Ebner möchte die negative Doppelbrechung des geglühten oder ausgekochten und dann aufgehellten Knochens darauf zurückführen, daß die Erdsalze des Knochens für sich allein sehr schwach negativ einachsig doppelbrechend sind, wobei die optische Achse mit der Längsrichtung der Fibrillen parallel geht. Für diese Lage der optischen Achse spricht, daß Stellen an ausgekochten Schliffen, an denen die Fibrillenröhrchen quer getroffen sind, zwischen gekreuzten Nicols keine deutlichen Erscheinungen der Doppelbrechung geben. Gebhardt dagegen er-

1) Da das prozentische Verhältnis von phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk im jugendlichen und fertigen, im rhachitischen und normalen Zustand und bei den verschiedensten Tieren zueinander dasselbe bleibt, so liegt die Annahme nahe, daß der Kalk im Knochen ein apatitähnliches Doppelsalz bildet, dem man die Formel $\left[Ca\left(\begin{matrix}OPO_3Ca \\ \rangle Ca \\ OPO_3Ca\end{matrix}\right)3\right] CO_3$ gibt (A. Werner, Th. Gaßmann). 2) Die optischen Erscheinungen sind an entkalktem Material lichtschwächer als an kalkhaltigem; das beruht nach Gebhardt wahrscheinlich darauf, daß durch Säurewirkung bei der Entkalkung die Anisotropie der leimgebenden Fasern sinkt (Quellung!), auch wohl die Spannung der Fibrillen im entkalkten Knochen nachläßt. Am besten eignen sich zur Untersuchung in polarisiertem Licht Schliffe, die (nach Krukenberg) in harten Balsam eingeschmolzen werden; hierbei tritt (durch Wasserverlust, Schrumpfung infolge der Wärme) eine Erhöhung der Doppelbrechung ein. 3) Ziegler bestreitet das für Xylol und Schwefelkohlenstoff. Auch gibt er an, daß fossiler Knochen, „an dem das Organische durch Glühen reichlich nachgewiesen ist" in Alkohol, Xylol, Balsam negativ erscheint. Schaffers diesbezügliche Arbeiten scheint Ziegler nicht gekannt zu haben.

klärt das negative Verhalten der Grundsubstanz so, daſz Fibrille und interfibrilläre Kittmasse sich gegenseitig in Spannung halten und also, auf dieselbe Richtung bezogen, entgegengesetzten Charakter der Doppelbrechung aufweisen müssen. Der negative Charakter der kalkhaltigen Kittmasse, mag nun seine Entstehung sein, wie sie wolle, wird am unveränderten Knochen durch die weit stärkere positive Doppelbrechung der kollagenen Fibrillen überdeckt.

Fossilisation zerstört meist die leimgebenden Fibrillen, und solcher fibrillenloser Knochen verhält sich ebenso wie geglühter oder ausgekochter (nach der Aufhellung negative Doppelbrechung). In Knochen der jüngsten geologischen Epochen, die unter günstigen, gleichsam konservierenden Bedingungen gelegen haben, können sich die Fibrillen noch erhalten vorfinden, und alsdann zeigt fossiler Knochen dieselbe positive Doppelbrechung wie rezenter (Schaffer).

Über Änderungen der Doppelbrechungserscheinungen durch physikalische und chemische Eingriffe sei noch folgendes bemerkt (nach v. Ebner).

Die positive Doppelbrechung des Knochens wird durch Zug verstärkt, wie man an Objekten mit parallelfaserigem Verlauf der kollagenen Fibrillen (Mittelhand- und Fingerknochen von Fledermäusen) nachweisen kann. Beim Eintragen von Schliffen in konzentrierte Kochsalzlösung oder Glyzerin sinkt sie (in geringem Maſze schon in Alkohol, Nelken- und Terpentinöl). An dünnen Schliffen kann man sich überzeugen, daſz auch einfaches Trocknen die Doppelbrechung merklich schwächt und dann Befeuchten sie wieder herstellt. Entwässern steigert die Anisotropie erheblich gerade so wie bei trocknen Sehnen, wie überhaupt die genannten Erscheinungen ihre Parallele bei diesen finden und somit auch dartun, daſz die Anisotropie des Knochens von der in ihm enthaltenen leimgebenden Substanz herrührt. Daſz im Gegensatz zu solchen auch Erwärmen in Wasser die Doppelbrechung erhöht, hängt wohl damit zusammen, daſz im Knochen Zusammenschnurren der leimgebenden Fasern unmöglich ist, gerade so wie bei einer Sehne, deren Enden festgelegt sind.

Entkalkter Knochen verhält sich beim Dehnen und Trocknen sowie gegen verdünnte Essigsäure ähnlich wie die Sehnen. Nur findet das Zusammenschnurren des Knochens bei hoher Temperatur nicht in so ausgiebigem Maſze statt wie dort, was mit der verwickelten Fibrillenanordnung zusammenhängt; aber die Doppelbrechung sinkt auch hier wesentlich, läſzt sich aber im Gegensatz zur Sehne durch Dehnen wieder herstellen, ja noch stärker als zuvor erzeugen.

Wie alle leimgebenden Fibrillen, so zeigen auch die wesentlich aus Kollagen bestehenden Schnitte entkalkter Knochen die Umkehrung des Charakters der Doppelbrechung durch Phenole, ja sie eignen sich bei ihrer Widerstandsfähigkeit gegen chemische Reagentien, welche das leimgebende Gewebe angreifen, ganz besonders zu diesen Versuchen. An nicht entkalkten (fibrillenhaltigen) Schliffen gelingt die Umkehr des optischen Charakters durch Phenole nicht, was v. Ebner, wenn ich ihn recht verstehe, darauf zurückführt, daſz die leimgebenden Fasern im unentkalkten Knochen sich in Spannung befinden, die durch Phenole erzeugte negative Doppelbrechung aber durch Dehnung rückgängig gemacht werden kann (s. S. 280). Daneben wird man aber auch mit dem Umstand zu rechnen haben, daſz die in die verkalkte Interfibrillärmasse eingebetteten leimgebenden Fasern einer Imbibition viel schwerer zugänglich sind.

Auf die pleochroitischen Erscheinungen am Knochen wird später eingegangen werden (s. S. 302).

Zusammengefaſzt ergibt sich also für das polarisationsmikroskopische Verhalten des Knochens:

Schliffe, ebenso Schnitte durch entkalkten Knochen: positiv in bezug auf die Faserungsrichtung infolge der überwiegenden Wirkung der positiv doppelbrechenden leimgebenden Fasern.

Ausgekochte und ausgeglühte Schliffe in Luft (Wasser, Alkohol): starke positive Doppelbrechung infolge der Depolarisationswirkung der luftgefüllten Röhrchen an den Stellen, die ehemals von Fibrillen eingenommen waren.

Ausgekochte und ausgeglühte Schliffe aufgehellt: schwach negative Doppelbrechung als Wirkung der Erdsalze.

Schnitte durch entkalkten Knochen mit Phenolen behandelt: negative Doppelbrechung infolge der Wirkung der Phenole auf die leimgebenden Fasern.

Gebhardt[1]) hebt ausdrücklich hervor, daſz dem Knochen Achsenbilder fehlen und möchte u. a. daraus ein Argument gegen seine kristallinische Beschaffenheit entnehmen; das ist natürlich nicht zulässig, da Achsenbilder auch bei „Spannungs"doppelbrechung entstehen können.[2]) In der Tat hat denn auch Ziegler an Querschliffen durch den Oberschenkel des Frosches und die menschliche Fibula konoskopisch einachsige Bilder beobachtet. Auch ich habe, wie auf dem Querschnitt kollagener Fasern überhaupt (s. S. 276), so auch an Querschliffen durch parallelfaserigen Knochen, die senk-

1) Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 20 (1906), S. 218. 2) Wenn man, wie das auch der genannte Autor tut, bei kollagenen Fasern von optischer Achse spricht, so muß mindestens theoretisch die Möglichkeit bestehen, das Achsenbild zu beobachten.

recht durchschnittene Fibrillen in hinreichender Ausdehnung enthalten, an verschiedenen Objekten Achsenbilder beobachten können, z. B. an Querschliffen durch den Unterschenkel des Reihers, den Oberschenkel vom Varan und den Oberschenkel von *Pipa*.

Entsprechend der oft sehr verwickelten aber gesetzmäßzigen Anordnung der kollagenen Fibrillen im Knochen, bietet er im ganzen so charakteristische Erscheinungen in polarisiertem Lichte dar, daßz sie mit Vorteil zur Analyse des Faserverlaufs verwendet werden können. J. W. Gebhardt, der sich wohl am erfolgreichsten um die Zusammenhänge zwischen feinerem Bau und Leistung des Knochens bemüht hat, äußzert, daßz die Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols die einzige zur Zeit vorhandene zuverlässige Methode überhaupt darstellt, mit der sich ein tieferer Einblick nicht nur in die vorhandenen Strukturen des Knochens, sondern auch ganz unmittelbar in die in ihm wirksamen mechanischen Lokalbedingungen gewinnen läßzt.

Wir wollen die je nach den Beanspruchungsverhältnissen des betreffenden Knochens sehr wechselvollen Anordnungsweisen der leimgebenden Fasern an einer Reihe von Beispielen betrachten.

Allgemein in die Lehrbücher der Histologie aufgenommen ist der feinere Bau der festen Knochensubstanz, aus welcher die Wand der Röhrenknochen bei den Säugern besteht (Substantia ossea compacta); sie soll daher auch den Ausgangspunkt für unsere polarisationsmikroskopischen Beobachtungen bilden. Auf einem senkrecht zur Länge eines solchen Knochens geführten Schliff (kurz Querschliff) finden sich zahlreiche quer durchschnittene Blutgefäßze (Haverssche Kanäle), um die herum die Knochensubstanz in konzentrischen Lamellen (Haversschen Lamellen) abgelagert wurde. Die so entstandenen, beieinander gelegenen Haversschen Lamellensysteme werden auf der Außzen- und Innenfläche des Knochens von Grundlamellen umscheidet, welche den genannten Knochenoberflächen im ganzen parallel verlaufen. Zwischen den Haversschen Systemen finden sich, je nach der Art der Knochen mehr oder weniger zahlreich, sogenannte Schaltlamellensysteme, die als Reste von resorbierten Haversschen Lamellen aufzufassen sind, wie auch der buchtige Umrißz eines jeden Haversschen Systems mit solchen Resorptionsvorgängen zusammenhängt.[1]) An Längsschliffen (tangentialen und radialen) erscheinen die Gefäßzkanäle überwiegend längs getroffen, öfter

1) Man hat die von Resorptionsflächen begrenzten Elemente des Knochens (Haverssche Systeme bezw. Reste von solchen) als Osteone bezeichnet; der Verlauf der kollagenen Fasern wird an der Grenze der Osteone unterbrochen.

anastomosierend, und von parallelstreifigen Zügen, den Lamellen der Haversschen Systeme, begleitet.

Die leimgebenden Fasern sind in den Lamellen des Knochengewebes bündelweise vereint, und zwar halten die Bündelchen in ein und derselben Lamelle annähernd parallelen Verlauf ein, wobei es aber zu spitzwinkeligem Faseraustausch benachbarter Bündel kommt. In aufeinander folgenden Lamellen dagegen ist die Faserung gewöhnlich gekreuzt, wobei die Art der Kreuzung mancherlei Verschiedenheiten zeigt. Z. B. sind die Bündelchen der einen Lamelle der Kanälchenachse annähernd parallel (longitudinale Faserung), die der anderen dagegen verlaufen zirkulär, sodaſz also die Kreuzung unter rechtem Winkel erfolgt. Oder aber die beiden, bald unter gröſzerem, bald unter kleinerem Winkel gekreuzten Faserungsrichtungen sind gegen die Kanälchenachse gleichmäſzig oder verschieden stark geneigt. So finden sich alle Übergänge von einer steilen, zur Kanälchenachse fast parallelen Faserung der Lamellen, zu flacher, d. h. zirkulärer, und zwar können derartige Unterschiede nicht nur bei verschiedenen Kanälchen auftreten, sondern die aufeinanderfolgenden Lamellen des gleichen Haversschen Systems bieten oft einen erheblichen Wechsel in der Neigung der Faserung gegen die Kanälchenachse dar. Entsprechend dem Faserverlauf zeigen auch die Knochenzellen, bezw. die Hohlräume, in denen sie liegen, die Knochenhöhlen, charakteristische Form, Lagerung und Entwicklung der Ausläufer, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann.

Diese Verhältnisse des Fibrillenverlaufs kommen auch auf dem Querschnitt der Haversschen Systeme zum Ausdruck: die Fibrillen steilgefaserter Lamellen erscheinen auf ihm quer durchschnitten, wodurch die Lamellen wie punktiert aussehen, die zirkulär gefaserter dagegen längs getroffen, was streifigen Anblick der Lamellen bedingt. Wechselnde Faserungsrichtung aufeinander folgender Lamellen tritt also auf dem Querschnitt der Haversschen Systeme am auffälligsten bei Kombination zirkulär und längs gefaserter Lamellen hervor; je mehr die Faserungsrichtung in benachbarten Lamellen übereinstimmt, umso geringer wird der Unterschied in ihrem Aussehen auch auf dem Querschliff sein müssen.

Punktierte und gestreifte Lamellen unterscheiden sich auch erheblich in der Lichtbrechung; in den punktierten sind die Fibrillen quer zur optischen Achse getroffen und gemäſz ihrem positiven Charakter von geringster Brechkraft, dunkel (optische Achse eines positiven Objektes = Richtung gröſzter Fortpflanzungsgeschwindigkeit bezw. kleinster Brechkraft); den längs ge-

troffenen aber kommt höhere Lichtbrechung zu; sie erscheinen in gewöhnlichem Licht glänzend, in einer Lichtbrechung, die das Mittel aus der Wirkung der schwach brechbaren ordentlichen Welle und der stark brechbaren außerordentlichen darstellt.

Untersucht man die gestreiften Lamellen über dem Polarisator allein, so zeigen sie bei Änderung des Azimuts einen Wechsel der Lichtbrechung: parallel zu seiner Schwingungsrichtung sind sie stärker lichtbrechend, senkrecht dazu schwächer und zwar ebenso stark wie die quer getroffenen Fibrillen, die unter allen Azimuten gleiche Brechkraft behalten.

Wie diese Lichtbrechungserscheinungen, so wurde auch das verschiedene Aussehen punktierter und streifiger Lamellen nach Färbungen und Imprägnation mit Metallsalzen — zu Unrecht, wie v. Ebner dargetan hat — auf ein materiell verschiedenes Verhalten der aufeinanderfolgenden Lamellen bezogen. In Wirklichkeit sind nämlich die zu beobachtenden Farbenunterschiede pleochroitischer Art, wie die Untersuchung über dem Polarisator allein lehrt. Denn beim Drehen des Objekttisches wechselt die Färbung der streifigen Lamellen derart, daß sie in bestimmter Stellung derjenigen der punktierten, die unter allen Azimuten unverändert bleibt, gleich wird. Da bei dem zirkulären Verlauf der Lamellen auf dem Querschnitt des Haversschen Systems ein und dieselbe streifige Lamelle kontinuierlich sich unter allen Azimuten zur Schwingungsrichtung des Polarisators darbietet, so läßt sich die wechselnde Lichtbrechung und Absorption an ihren verschiedenen Abschnitten zugleich überschauen. Besonders auffallend wirkt der Pleochroismus an Schnitten entkalkter Knochen, die mit dem nach Studnička modifizierten Verfahren von Bielschowsky mit alkalischer Silberlösung und nachträglich mit Goldchlorid behandelt sind. An dünnen Schnitten sind in gewöhnlichem Licht die punktierten Lamellen hellrot violett, die streifigen blauviolett. Über dem Polarisator allein untersucht erscheinen alle Lamellen hellrot violett, wenn seine Schwingungsrichtung senkrecht zu ihnen steht. Bei einer Drehung des Präparates um 90° bleiben die punktierten Lamellen wie vorher, die streifigen dagegen werden tief dunkel veilchenblau.

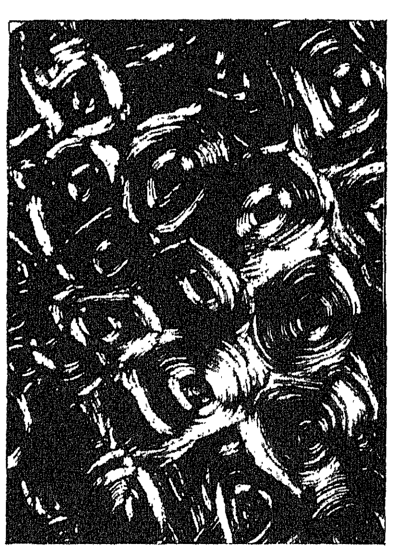
Viel auffallender als die bisher beschriebenen Phänomene und an Schliffen ebenso wie an entkalkten Schnitten zu beobachten sind die Erscheinungen am Querschnitt der Haversschen Systeme zwischen gekreuzten Nicols (Abb. 150 u. 151), die schon G. Valentin und W. Müller zu deuten versuchten, deren richtige Erklärung aber erst v. Ebner gab. Die punktierten Lamellen mit quer zur optischen Achse getroffenen Fasern bleiben unter allen Azimuten

dunkel, die gestreiften aber mit mehr oder minder zirkulärem Faserverlauf im allgemeinen hell; in polarisiertem Licht wechseln also, wenn — wie meist — punktierte und streifige Lamellen mit einander alternieren, helle und dunkle Ringe auf dem Querschnitt eines Haversschen Systems miteinander ab. Da aber die gestreiften Lamellen mit zirkulärem Faserverlauf in den Abschnitten, in denen sie den Schwingungsrichtungen der Nicols parallel gehen, dunkel bleiben müssen, so entsteht auſzerdem ein diesen Richtungen



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 150. Aus einem Querschliff durch die Wand eines Röhrenknochens (Mittelhandknochen vom Menschen). Vergr. 25 : 1.



E. Leitz, Wetzlar, phot. Vergr. 60 : 1.

Abb. 151. Gruppe Havers'scher Systeme im Querschliff bei stärkerer Vergrößerung (gleiches Präparat wie in Abb. 134).

entsprechendes dunkles Kreuz im Haversschen System (Abb. 150 u. 151). Die streifigen Lamellen erscheinen (an sehr dünnen Schliffen) auch dort dunkel, wo die von den Knochenhöhlen (Knochenkörperchen) ausgehenden Kanälchen sie durchsetzen.[1]) Beim Einschalten einer Gipsplatte nehmen dunkle Lamellen und Kreuz die Farbe des Gipsgrundes an, im übrigen aber zeigen die positiven Quadranten sinkende, die negativen steigende Farbe, sodaſz also das Haverssche System ein negatives Sphäritenkreuz darbietet — wie es bei tangentialem Verlauf positiv doppelbrechender Fibrillen zu erwarten ist — das an der Stelle der punktierten Lamellen von konzentrischen roten Ringen durchsetzt ist.

1) Ziegler gibt an, daß die Wände der Knochenkanälchen schwach polarisieren (optischer Charakter nicht angegeben). Auch v. Ebner hatte anfangs angenommen, daß die Wände der Knochenkanälchen doppelbrechend seien und zwar entgegengesetzten optischen Charakter besäßen wie der Knochen im übrigen, was von Valentin bestritten wurde und v. Ebner später auch ausdrücklich zurückgenommen hat.

Die Umkehrung des Charakters der Doppelbrechung bei Phenolbehandlung (entkalkte Schnitte!) macht sich in auffälligster Weise auf dem Querschnitt der Haversschen Systeme durch die Umwandlung des negativen in ein positives Kreuz bemerkbar. Das gleiche gilt auch für geglühte (bezw. ausgekochte) und dann aufgehellte Schliffe.

Gemäß dem Mitgeteilten läßt sich aus der Betrachtung des Querschnittsbildes in polarisiertem Licht der Fibrillenverlauf in seinen wesentlichen Zügen ablesen, was Gebhardt in großem Umfange zur Untersuchung des feineren Aufbaues des Knochens verwertet hat. Haverssche Systeme, in denen die Fibrillen sämtlicher Lamellen sehr steil, fast parallel zur Achse des Kanälchens verlaufen, werden auf dem Querschnitt annähernd dunkel bleiben, solche, bei denen die Faserung sämtlicher Lamellen annähernd zirkulär verläuft, sehr hell erscheinen und ein scharf ausgeprägtes dunkles Kreuz darbieten. Helle und dunkle Ringe auf dem Querschnitt werden dann am besten wahrnehmbar sein, wenn Lamellen mit longitudinalem und zirkulärem Faserverlauf miteinander abwechseln. Ist die Faserung benachbarter Lamellen zwar gegeneinander gekreuzt, aber unter gleichem Winkel zur Kanälchenachse geneigt, so müssen die Unterschiede von hellen und dunklen Ringen verschwinden, und es wird bei gleichmäßiger Helligkeit aller Lamellen ein dunkles Kreuz vorhanden sein, dessen Deutlichkeit mit der Zunahme des Winkels der Faserkreuzung in benachbarten Lamellen (bezogen auf die Kanälchenachse) steigt. Gebhardt unterscheidet als Grundtypen: steil gefaserte, zirkulär gefaserte und abwechselnd steil und zirkulär gefaserte Haverssche Systeme; aus ihnen entstehen kombinierte Typen dadurch, daß in einem Systemquerschnitt die eine oder andere dieser drei Schichtenfolgen wechselnd auftritt.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 152. Aus einem Längsschliff durch die Wand eines Röhrenknochens (Mittelhandknochen vom Menschen). Vergr. 70 : 1.

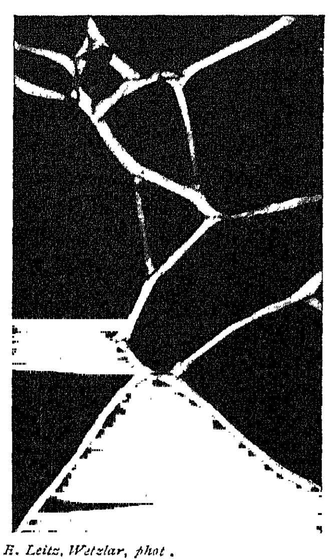
Radiale und tangentiale Längsschliffe (Abb. 152) durch die feste Knochensubstanz, die also parallel den Haversschen Kanälchen gehen, bieten viel weniger charakteristische Erscheinungen.

Solche Schliffe verhalten sich im allgemeinen positiv in bezug auf die Kanälchenachse. Bei achsial durchschnittenen Kanälchen und ausgesprochenem Wechsel von zirkulär und longitudinal gefaserten Lamellen alternieren auch hier helle und dunkle Streifen, wenn die Längsachse des Kanälchens sich in Diagonalstellung befindet. Bei geringerem Kreuzungswinkel der Faserung in benachbarten Lamellen erscheinen die Lamellen aber alle hell. Die Knochenhöhlen und ihre Ausläufer bleiben dunkel (Abb. 152).

G e b h a r d t hat insbesondere durch Modellversuche gezeigt, daſz durch geeignete Kombination röhrenförmig ineinander gesteckter Systeme mit verschieden steiler Faserung zwischen diesen erhebliche Flächungspressungen bei axialen Beanspruchungen entstehen müssen, durch welche wieder eine hochgradige Widerstandsfähigkeit und zwar bald ein mehr elastischer, bald ein mehr starrer Widerstand hervorgebracht wird, der die Summe der Widerstände der einzelnen Systeme um ein Vielfaches übertreffen kann. In allen solchen Kombinationen findet ein Teil der Beanspruchung zu Torsionsdeformation Verwendung. Durch verschiedenartige Kombinationen lassen sich allen möglichen Beanspruchungen (z. B. auf Torsion, auf Druck usw.) spezifisch angepaſzte oder auch universell sehr widerstandsfähige Systeme entgegenstellen. Es scheint mir, daſz die G e b h a r d t sche Betrachtung die Rolle der verkalkten Interfibrillärsubstanz für die mechanische Leistungsfähigkeit des Knochens zu gering veranschlagt. Das Material der G e b h a r d t schen Modelle war D r a h t , also eine Substanz, die im Vergleich mit den kollagenen Fasern eine ganz erhebliche B i e g u n g s festigkeit besitzt. Aus Seidefäden, die in ihren mechanischen Eigenschaften den kollagenen Fasern viel näher stehen, würde man die G e b h a r d t schen Modelle wohl kaum herstellen können. Erst die Inkrustation des Fibrillengewebes mit Kalksalzen, deren Anwesenheit eine Verlagerung der Fibrillen bei mechanischer Beanspruchung ausschlieſzt, läſzt die charakteristischen Eigenschaften des Knochens entstehen, ähnlich wie die Vereinigung der an sich mürben Gipsmasse mit dem leicht zerreiſzlichen Gazegewebe den festen Gipsverband liefert. —

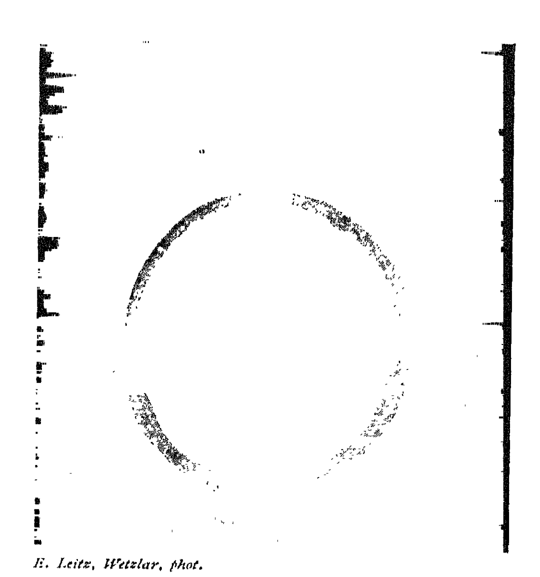
Die H a v e r s schen Systeme stellen den Fall verwickeltster Fibrillenanordnung im Knochen dar. Sein Gegenstück bildet r e i n p a r a l l e l f a s e r i g e r K n o c h e n, der z. B. in ausgesprochener Form bei den einzig auf Z u g beanspruchten B ä l k c h e n d e r s c h w a m m i g e n K n o c h e n s u b s t a n z (Substantia spongiosa trabeculosa) vorliegt. Diese liefern den Hauptbestandteil der auffälligsten Architekturbilder, die uns im Knochen begegnen, der Trajek-

toriensysteme, die lokal wirkenden Druck auf größere Flächen übertragen und vor allem im Oberschenkelhals des Menschen allgemein bekannt geworden sind. In sehr reiner Form (nicht als balkenähnliche Schnittbilder von röhrig und lamellös ausgebildeter Spongiosa wie vielfach in dem eben angezogenen Beispiel) erscheinen diese Knochenbälkchen im Oberschnabel des Pfefferfressers *(Rhamphastos)*, der äußerlich von einer papierdünnen Knochenlamelle



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 153. [illegible] aus dem [illegible] oko (Rhamphastos). Vergr. 10:1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 154. Querschliff durch den Oberschenkel des Frosches. Vergr. 30:1.

gebildet wird, während der umschlossene Hohlraum von einem wunderbar feinen und gesetzmäßig geordneten Gerüstwerk erfüllt ist. Jeder Balken löscht parallel seiner Längsrichtung aus und erweist sich als positiv in bezug auf diese, hat also längsgerichteten Verlauf der leimgebenden Fasern, wofür auch Form und Anordnung der Knochenhöhlen spricht. Wo mehrere Bälkchen in einem Knotenpunkt zusammenstoßen, gehen sie gerundet ohne Unterbrechung des Faserverlaufs ineinander über, und daher treten in den Knotenpunkten entsprechend dem gekrümmten Verlauf der Fasern Auslöschstreifen auf (Abb. 153). Die Gesamtheit der eine Masche des Gerüstwerks umrandenden Bälkchen zeigt bei eingeschalteter Gipsplatte ein negatives Kreuz. Gebiete mit rechtwinklig sich durchkreuzenden Bälkchen geben naturgemäß sehr charakteristische Bilder zwischen gekreuzten

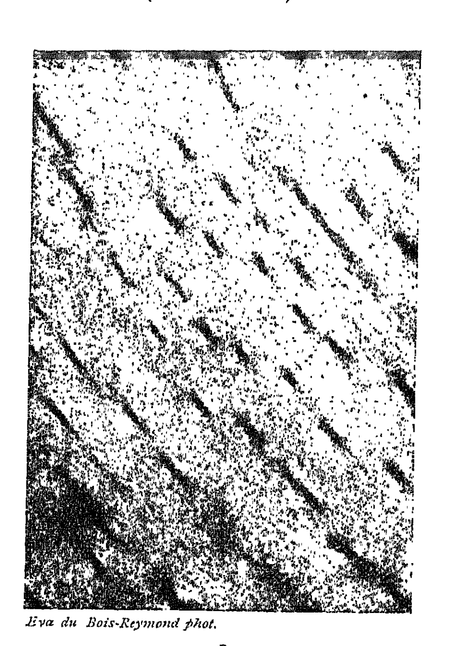
Nicols, wenn die nach den beiden Hauptrichtungen verlaufenden Bälkchen, in Diagonalstellung gebracht, unter Einwirkung der Gipsplatte entgegengesetzte Färbung annehmen. —

In den Röhrenknochen, insbesondere dem Oberschenkel des Frosches und anderer Amphibien, ferner nach Gebhardt ähnlich im Oberschenkel von (jungen) Hausmäusen, auch in den Mittelhand- und Fingerknochen der Fledermäuse (in den beiden letzten Fällen zugleich mit guter Lamellierung), zeigt der gesamte Querschnitt des Knochens eine Anordnung seiner leimgebenden Fasern, die an ein einziges Havers'sches System erinnert. Insbesondere ergeben auf dem Querschnitt durch den Oberschenkel des Frosches (Abb. 154) die innersten, ziemlich ausgesprochen lamellös geschichteten Anteile ein kräftiges negatives Kreuz, die mittleren nur die Andeutung eines solchen, die weitaus umfangreichsten äußeren Abschnitte des Querschnittes aber verhalten sich optisch fast ganz neutral. In dem letztgenannten Teil des Knochens herrscht also longitudinale Fibrillenanordnung vor, in dem übrigen dagegen ein zirkulärer, bezw. mehr oder minder zur Achse geneigter Verlauf.

Auch die Röhrenknochen der Reptilien verhalten sich im wesentlichen wie diejenigen der Amphibien; aber im Zusammenhang mit ihrer mäßigeren Entwicklung sind sie von Gefäßen durchbohrt, die das Bild komplizierter erscheinen lassen. Gebhardt hat derartige Verhältnisse vom Oberarm eines großen Krokodils beschrieben; abgesehen von weiten Gefäßräumen waren die dünnen gewöhnlichen Gefäße von konzentrischen Lagen nach Art Haversscher Kanälchen umschichtet.

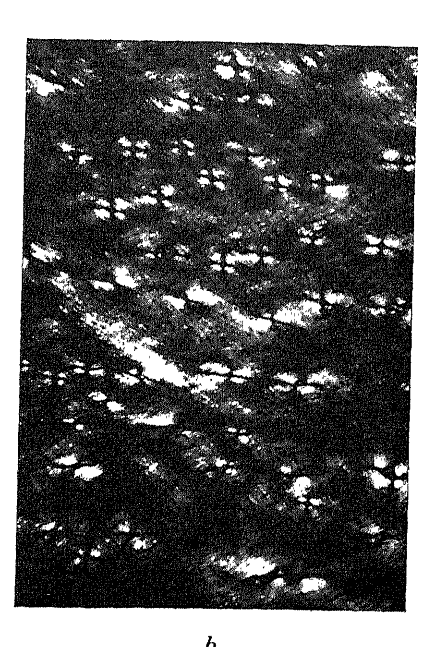
Der Oberschenkel einer großen Eidechse *(Varanus)*, den ich untersuchte, mag ein ähnliches Verhalten etwas mehr im einzelnen charakterisieren. Sein Querschnitt zeigte im ganzen ein schwaches, nur in unmittelbarer Nähe des Markkanals etwas deutlicheres Kreuz in polarisiertem Licht, also ähnliche Verhältnisse wie der eben besprochene Querschliff durch den Oberschenkel vom Frosch, woraus auf einen im allgemeinen longitudinalen Faserverlauf geschlossen werden kann. Eine Lamellierung der Knochenmasse ist nicht vorhanden. Die Wand der Knochenröhre wird nun von zahlreichen radialen, aber mehr oder minder gegen ihre Längsachse geneigten, dünnen Gefäßkanälen durchbohrt; jeder von diesen hat seine besondere konzentrische Umschichtung, was sich daraus ergibt, daß er quer getroffen ein negatives Kreuz zeigt. Untersucht man z. B. einen Tangentialschliff durch den Knochen, so gibt er zwischen gekreuzten Nicols maximale Helligkeit, wenn die Längsrichtung des Knochens diagonal steht (Abb.

155 a). Nur dort, wo Kanälchen hindurchtreten, erscheinen dunkle diagonal ziehende Streifen. Stellt man aber den Schliff auf Auslöschung (Längsachse des Knochens in Orthogonalstellung), dann tritt um jeden Querschnitt dieser Gefäßkanälchen herum ein negatives Kreuz auf (Abb. 155 b).



Eva du Bois-Reymond phot.

a



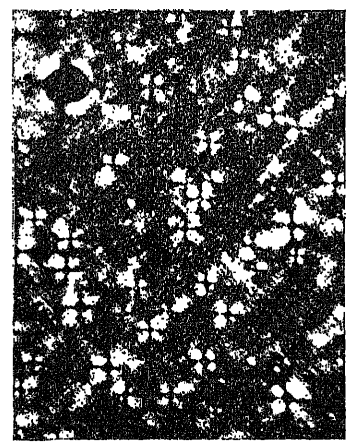
b

Abb. 155. Tangentialschliff durch den Oberschenkel eines Varans (Varanus). *a)* Achse der Knochenröhre unter — 45°; *b)* in Orthogonalstellung Vergr. 40 : 1.

Auch in dünnen Knochenlamellen, in denen übrigens kein einfacher Faserverlauf herrscht, wie bereits Valentin bemerkt, sieht man um Gefäßdurchbohrungen herum oft eine zirkuläre Anordnung der leimgebenden Fibrillen; so beobachtete ich es u. a. sehr hübsch an der dünnen Knochenlamelle, welche die Außenfläche des Oberschnabels vom Pfefferfresser *(Rhamphastos,* Abb. 156) bildet.

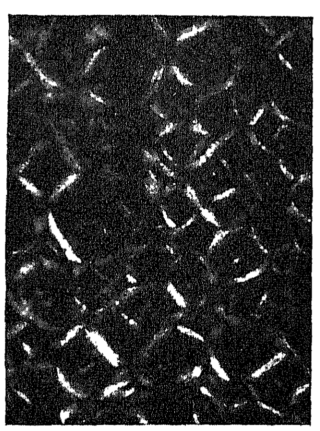
Die Röhrenknochen der Vögel sind, wie v. Ebner dargelegt hat, auch ausgesprochen parallel- und längsfaserig gebaut und durch grobe Bündelung der leimgebenden Fasern und den Mangel einer Lamellierung in den Haversschen Systemen, bezw. den ihnen vergleichbaren Abschnitten im Knochen ausgezeichnet. Gebhardt möchte indessen auf den letzten Umstand nicht zu viel Gewicht legen, da nicht nur die Knochenhöhlen in bezug auf ihre Gestalt und Anord-

nung an die Verhältnisse der lamellös gebauten H a v e r s schen Systeme anschließen, sondern auch gelegentlich Bilder vorkommen, die rein optisch an die Verhältnisse lamellös gebauter Systeme erinnern. Querschliffe durch einen solchen Knochen verhalten sich abgesehen von den äußeren und inneren Grundlamellen, die in bezug auf den ganzen Knochen ein negatives Kreuz ergeben, wesentlich neutral zwischen gekreuzten Nicols; insbesondere erscheinen nur schwache und



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 156. Stück der äußeren Knochenlamelle vom Oberschnabel eines Toko (Rhamphastos). Vergr. 20 : 1.



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 157. Aus einem Querschliff durch den Unterschenkel eines Reihers (Ardea). Vergr. 40 : 1.

undeutlich negative Kreuze in den H a v e r s schen Systemen; aber wie bereits v. E b n e r angegeben hat, treten an ihren Grenzen Partieen mit abweichendem Faserverlauf auf; bei einem Querschliff durch die Ulna der G a n s , konnte ich diese Abschnitte kaum wahrnehmen, dagegen sehr auffällig an einem solchen Schliff durch den Unterschenkel des R e i h e r s (Abb. 157).

Auch dem (oft zellenlosen) Knochen der F i s c h e fehlt eine echte lamelläre Struktur, obwohl man auf Querschnitten z. B. durch eine Rippe der B a r b e eine konzentrische Anordnung der Knochenzellen wahrnimmt. Bei dem letztgenannten Präparat war eigentümlich, daß zahlreiche derbe kollagene Fasern den Knochen radiär zur konzentrischen Schichtung durchsetzten, während er sich im allgemeinen optisch als längsfaserig erwies.

Hier sei auch noch kurz der H a u t k n o c h e n gedacht. Bei den niederen Wirbeltieren gehen sie bekanntlich aus Hautzähnen hervor, die bei den Haien z. B. noch alle typischen Zahnsubstanzen erkennen lassen

(vgl. Abb. 162, S. 315); die aus Knochen bestehende Basalplatte dieser Placoidzähne nimmt in der aufsteigenden Reihe der Wirbeltiere immer mehr an Umfang zu, bis schließlich bei den Knochenfischen der eigentliche Zahn gewöhnlich geschwunden ist und die Schuppe aus einer oberen verkalkten Lage von Hyalodentin und einer unteren kalkfreien Schicht kreuzschichtiger kollagener Fasern besteht.[1]) Diese Faserschicht bedingt hauptsächlich die Erscheinung der Doppelbrechung an den Knochenfischschuppen: an Querschnitten bietet sich das bekannte Bild von Lagen dar, deren faserige Bestandteile unter verschiedener Neigung zur optischen Achse durchschnitten sind und daher in verschiedener Stärke der Doppelbrechung erscheinen, im Extrem so, daß helle und dunkle Lagen miteinander abwechseln, wenn der Schnitt sich in Diagonalstellung befindet. In der Flächenansicht zeigen einfach gebaute Schuppen (z. B. von der Schleie oder vom Aal *(Anguilla,* Abb. 159) ein negatives Kreuz, was auf eine zirkuläre Anordnung der kollagenen Fasern schließen läßt, wie sie auch tatsächlich unter stärkeren Vergrößerungen zu beobachten ist. Schuppen von einem Weißfisch *(Leuciscus rutilus)* boten, besonders deutlich in der Peripherie, einen Wechsel von konzentrischen hellen und dunklen Ringen dar, die in der allgemeinen Anordnung mit den Wachstumszonen zusammenfallen. Über einer Gipsplatte untersucht, erscheinen die optisch wirksamen Ringe in steigenden oder in fallenden Farben und beim Drehen des Objekttisches traten die neutralen Zonen in Tätigkeit, während bisher wirksame neutral wurden. Diese Erscheinungen weisen darauf hin, daß sie durch eine verschiedene



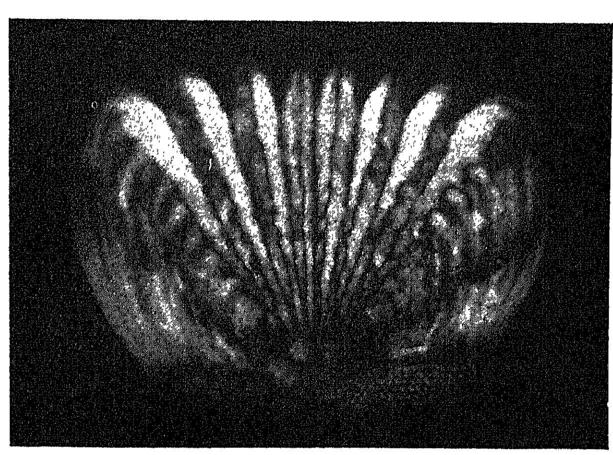
E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 158. Schuppen vom Aal (Anguilla) Vergr. 15 : 1.

1) Die Fischschuppen bestehen zu 80 % aus Kollagen, zu 20 % aus Ichthylepidin, einer Eiweissubstanz von niedrigem Stickstoffgehalt, die beim Kochen in Wasser unlöslich, selbst bei Anwendung überhitzten Wasserdampfes nur teilweise löslich ist; Ichthylepidin fehlt bei Teleostiern nur in den Schuppen der Schleie, in den Ganoidschuppen dagegen durchweg (nach O. Cohnheim, Eiweißkörper, Handwörterbuch der Naturw. Bd. III, 1913).

Anordnung der Fasern bedingt sind und in der Tat liefz sich erkennen, dafz mit der optischen Erscheinung entsprechende Richtungsänderungen der Fibrillen Hand in Hand gehen. Noch verwickelter sind die Bilder, die Ctenoidschuppen ergeben (Abb. 159). Am Vorderrand des bedeckten Schuppenteiles bestehen scharfbuchtige Einschnitte, die zu Störungen des Faserverlaufs Veranlassung geben, welche sich in polarisiertem Licht durch radial verlaufende, beim Drehen des Tisches wandernde Auslöschstreifen kundgeben.

Valentin[1]) hat im Zusammenhang mit seinen Beobachtungen an Hornplatten darauf aufmerksam gemacht, dafz die Schuppen der Knochenfische (die er allerdings als „Hornschuppen" anspricht) konoskopisch negativ zweiachsige Interferenzbilder geben. Der Achsenwinkel ist gewöhnlich kleiner als beim Horn; oft genügt eine einzige Schuppe etwa vom Karpfen, um die Hyperbeln wahrnehmen zu können; durch Übereinanderschichten von mehreren erhält man noch eine gröfzere oder geringere Anzahl lebhaft gefärbter isochromatischer Ringe.



M. Delfosse, Bonn, phot.

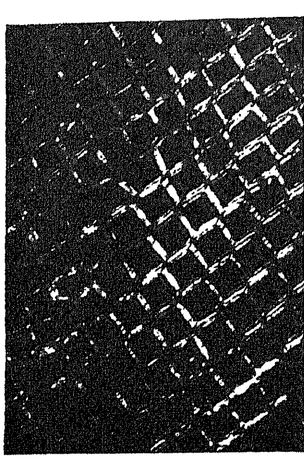
Abb. 159. Kammschuppe eines Knochenfisches. Vergr. 15 : 1.

An Karpfenschuppen habe ich mich überzeugt, dafz auch vom Hyalodentin befreite Schuppen diese Achsenbilder zeigen, und da andererseits isolierte Stücke der Hyalodentinlage nichts derartiges wahrnehmen lassen, mufz die Faserschicht der Träger dieser Erscheinungen sein.[2]) Die Gröfze des Achsenwinkels schwankt von Stelle zu Stelle; ja hier und da kann man, offenbar durch entsprechende Kreuzung von Fasern (ähnlich wie in bestimmt geordneten Sätzen aus zweiachsigen Glimmerlamellen) negativ einachsige Bilder beobach-

1) Beiträge zur Mikroskopie IV, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11 (1875), S. 661. 2) Die Achsenbilder sind auch an Schuppen der Schleie (Tinca) zu sehen, denen gemäß Anmerkung S. 310 Ichthylepidin fehlt; sie kommen also zweifellos der kollagenen Substanz zu.

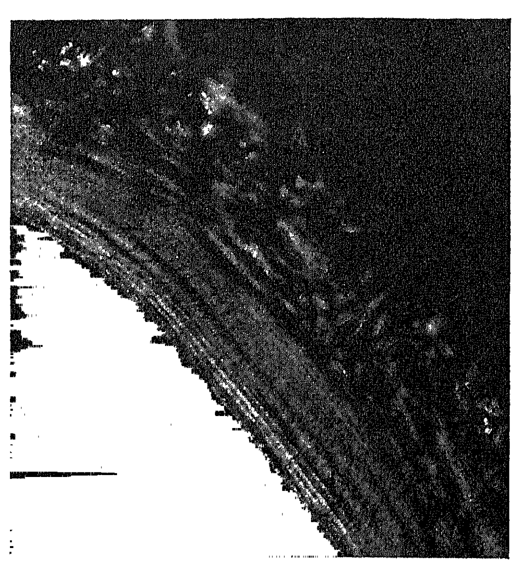
ten, die beim Drehen des Objekttisches unverändert bleiben. An einfach gebauten Schuppen, wie denen der Schleie, läßt sich feststellen, daß die Stellung der (stets zur Schuppenfläche vertikalen) Achsenebene dem vorherrschenden Faserverlauf parallel geht, im angegebenen Falle tangentialen Verlauf einhält.

Valentin hat auch Anzeichen von Zirkularpolarisation mittels des von Airy theoretisch erläuterten Kennzeichens am



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 160. Lederhaut eines Geckos (Tarentola) mit Knochenplättchen. Vergr. 50 : 1.



E. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 161. Querschliff durch die Schädeldecke und die aufgelagerten Hautknochen vom Scheltopusik (Ophisaurus) Vergr. 30 : 1.

Achsenbild[1]) nachgewiesen, wozu schon eine einzige dicke, aber nicht zu undurchsichtige Schuppe ausreichen kann. Sonst muß man mit Schuppensätzen arbeiten, die allerdings kein im voraus bekanntes Resultat geben, indem bald eine Verstärkung, bald eine Verminderung der Zirkularpolarisation eintritt, und das sowohl bei gleichsinnigem Übereinanderlagern der Schuppen als bei Kreuzung der aufeinander folgenden unter rechtem oder spitzem Winkel; kann doch nach Valentin ein und dieselbe Art, ja ein und dasselbe Individuum links und rechts drehende darbieten. Da man die Zirkularpolarisation des Quar-

1) Bei geschlossenem Kreuz wird das Mittelfeld gelb und blaue Flecken treten an den Enden der Kreuzarme auf, die von dem ersten isochromatischen Ring begrenzt werden, wenn man den Analysator nach der entgegengesetzten Seite dreht, nach welcher der untersuchte Körper die Polarisationsebene wendet.

zes durch Glimmerblättchen nachahmen kann, die unter bestimmten Kreuzungswinkel übereinander geschichtet sind, so vermutet Valentin, daſz auch die Drehung der Polarisationsebene bei den Schuppen ähnlich zustande kommt und also ein Mittel an die Hand geben könnte, ihren feineren Bau zu untersuchen.

Die Hautknochen der höheren Wirbeltiere (Reptilien, Amphibien, Säuger) haben (abgesehen von einigen besonderen Fällen z. B. den Gastralstäben der Krokodile) nichts mit den Fischschuppen zu schaffen, sondern sind Neuerwerbungen. Als Beispiel sei nur auf die viereckigen regelmäſzig geordneten Knochenplättchen in der Haut gewisser Geckoniden *(Tarentola mauritanica)* hingewiesen, die auch in polarisiertem Licht ein zierliches Bild darbieten, indem die verbindenden Fasern hell aufleuchten, während die Plättchen selbst dunkel bleiben (Abb. 160).

An Stellen, an denen die Hautknochen mit darunter gelegenen Stücken des Innenskeletts verschmelzen, wie am Schädel, lassen sich die beiderlei Komponenten, wie in gewöhnlichem Licht, so auch in polarisiertem gut auseinander halten (Abb. 161, *Ophisaurus.)* Die zahlreichen Gefäſzkanälchen der Hautknochen sind von negativen Kreuzen umgeben; im Schädelknochen machen sich Sharpeysche Fasern bemerkbar.

ABSCHNITT IV

DAS ZAHNBEIN[1]

Die Zähne der Wirbeltiere bestehen gröſztenteils aus Zahnbein (Dentin), das die Zahnhöhle umschlieſzt. Soweit der Zahn frei aus dem Zahnfleisch vorragt, auf seiner Krone, ist er mit Zahnschmelz bekleidet, während die Wurzel einen Überzug von Zement besitzt, das sich nur in ganz untergeordneten Punkten von gewöhnlichem Knochengewebe unterscheidet.

Das Zahnbein — wir berücksichtigen zunächst die Säugetiere — kann als eine zell- (und gefäſz)freie Abart des Knochens aufgefaſzt werden: seine Bildungszellen (Odontoblasten) kleiden die Zahnhöhle in epithelartiger Anordnung aus, bleiben also dauernd

1) Vgl. zur allgemeinen Orientierung A. Köllikers Handbuch der Gewebelehre, Bd. III, 1902 (bearbeitet durch v. Ebner); H. Eidmann, Die Entwicklungsgeschichte der Zähne des Menschen, Berlin 1923; ferner v. Ebner: Über den feineren Bau der Knochensubstanz a. a. O.; Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl. Bd. 115, Abtlg. III (1906), S. 281; I. Schaffer: Verhalten fossiler Zähne im polarisierten Lichte, ebendort Bd. 99, Abtlg. III (1891), S. 146; W. Gebhardt: Über den funktionellen Bau einiger Zähne, Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 10 (1900), S. 135 u. 263.

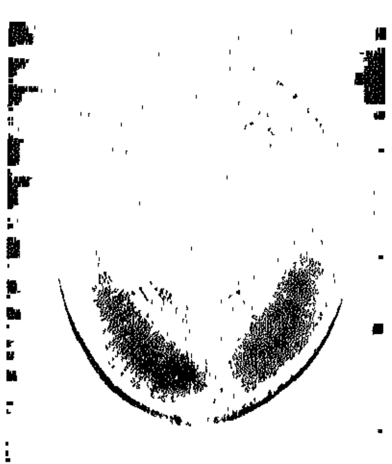
außerhalb der erzeugten Grundsubstanz liegen und entsenden n
dünne protoplasmatische Fortsätze in sie hinein, die sich verzweige
und miteinander vereinigen können. An trocknen Zähnen erscheine
an ihrer Stelle luftgefüllte Röhrchen, *Zahnbeinröhrche*
(Dentinkanälchen). Sie strahlen von der Innenfläche des Zahnes gege
seine Außenfläche empor und nehmen gegen die Krone hin steilere
Verlauf an.

Die *Grundsubstanz* des Zahnbeines enthält wie beim Knoche
leimgebende Fasern, die, bündelweise zusammengefaßt, i
eine verkalkte Kittmasse eingebettet sind und im allgemeinen parall
der jeweiligen Innenfläche des Zahnbeines bei seiner Bildung (also d
Odontoblastenlage) und demnach *senkrecht zu den Zahn-
beinkanälchen* verlaufen. Im wesentlichen ziehen die leimg
benden Fasern also in der Längsrichtung des Zahnes, unter d
Krone aber der Kaufläche parallel. Doch sind sie in tangentialen Ebene
etwas gegen die Zahnachse geneigt und kreuzen sich auch in benach
barten Schichten unter spitzem Winkel. Der Nachweis der leimgeben
den Fibrillen läßt sich an abgeschabten Teilchen entkalkter Zähn
unschwer erbringen, viel einfacher aber durch Untersuchung v
Zahnschliffen in polarisiertem Licht. Um Depolarisationserscheinung
durch die mit Luft gefüllten Zahnröhrchen zu vermeiden, verwend
man nur gut mit Balsam durchtränkte Schliffe. Da die Fasern in d
Schliffen nicht unmittelbar sichtbar sind, pflegt man den Charakt
der Doppelbrechung des Zahnbeins auf die Zahnbeinröhrchen b
zogen anzugeben. Gemäß dem rechtwinklig gekreuzten Verlauf v
leimgebenden Fasern und Zahnbeinröhrchen wäre er also negativ
bezug auf diese letzten, in Wirklichkeit aber ist er *positiv* i
bezug auf die Längsrichtung der Fibrillen, welc
die optische Achse kennzeichnet.

Weil die leimgebenden Fasern am Längsschliff eines Zahnes zie
lich genau parallel der Faserung getroffen werden, am Querschl
aber senkrecht durchschnitten vorliegen, so ist verständlich, daß d
Doppelbrechungserscheinungen im ersten Falle stärker sind als i
letzten. Ein *Längsschliff* durch einen menschlichen Schneid
zahn z. B. zeigt im Kronenabschnitt gemäß dem beschriebenen V
lauf der leimgebenden Fasern in Orthogonalstellung bei eingesch
teter Gipsplatte die linke Hälfte in steigender, die rechte in sinkend
Farbe, beide getrennt durch eine der Zahnachse entsprechende ne
trale Zone (vgl. Abb. 168, S. 326). *Querschliffe* durch Zähne biet
oft ein *negatives Kreuz* dar, wie es gemäß dem etwas geg
die Achse geneigten Faserverlauf aus ähnlichen Gründen wie l
einem *Havers*schen System des Knochens zustande kommen m

(Abb. 162). Stellen des Querschliffes, die unter allen Azimuten gleich hell bleiben, an denen also die Fibrillen senkrecht zur optischen Achse getroffen sind, lassen gelegentlich im Konoskop deutliche positiv einachsige Interferenzbilder erkennen (so an gewissen Stellen des in Abb. 170, S. 327 dargestellten Querschliffes durch einen Krokodilzahn).

An der äußeren Oberfläche des Zahnbeins findet sich nach v. Ebner häufig aber keineswegs stets eine Schicht, die sowohl am Längs- als am Querschliff optisch entgegengesetzt wie das übrige Zahnbein wirkt; sie ist niemals von erheblicher Dicke, geht ohne scharfe Grenze in das optisch normale Zahnbein über und findet ihre Erklärung durch eine regellose Verfilzung der Zahnbeinfibrillen an diesen Stellen. Auch ich habe am Schneidezahn des Menschen, Nagezahn vom Eichhörnchen und Biber diese Zone beobachten können. An einem Schliff vom Krokodilzahn (vgl. Abb. 170) hob sich die dem Zahnschmelz zunächst gelegene an Interglobularräumen (unvollkommen verkalktem, nämlich lückenhaltigem Zahnbein) reiche Zone durch fast optisch neutrales Verhalten auffallend von ihrer Umgebung ab.[1])



Eva du Bois-Reymond phot.

Abb. 162. Querschliff durch den Zahn einer Plakoidschuppe vom Rochen (Raja) Vergr. 30 : 1.

Wie beim Knochen, so werden auch beim Zahnbein die optischen Eigenschaften durch Entkalken nicht geändert. Phenole kehren den optischen Charakter des (entkalkten) Dentins um. Zerstörung der leimgebenden Fasern durch Glühen oder Auskochen von Schliffen oder durch Fossilisation (Elfenbein von *Elephas primigenius)* bedingt durch Aufnahme von Luft in die röhrchenartigen Hohlräume, in denen sich die Fibrillen befanden, verstärkte positive Doppelbrechung (bezogen auf die Faser-

1) Nebenbei sei hier bemerkt, daß die kugeligen Formen, mit denen das Zahnbein in diese Interglobularräume vorspringt (Zahnbeinkugeln), nichts mit Calcosphäriten zu schaffen haben, wie gelegentlich angegeben wurde; sie zeigen keineswegs die Erscheinungen in polarisiertem Lichte, die doppelbrechenden Sphärokristallen zukommen müßten, sondern schließen sich im optischen Verhalten vollkommen ihrer Umgebung an.

richtung). Nach Durchtränken solcher Schliffe mit aufhellend
Flüssigkeiten kommt auch hier die schwache negative Dopp
brechung der Erdsalze zum Vorschein (vgl. S. 297). S c h a f f e r h
aber hervor, dafz diese Versuche mit rezentem Elfenbein schlecht
lingen, indem die Doppelbrechung zwar bis zur neutralen Reakt
sinkt, die Umkehr aber nur an kleinen Splittern gelingt, die tagel
bei 120 ° C. gekocht und nachträglich noch auf dem Platinblech
glüht wurden, was der Autor auf die verwickelte Anordnung
aufzerordentliche Feinheit der Fibrillen zurückführt (s. S. 317).

Von dem bisher besprochenen verhältnismäfzig einfach gebau
Zahnbein weicht das Dentin gewisser Säuger durch eine auffalle
verwickelte Anordnung der leimgebenden Fasern ab, was von G e
h a r d t und zwar wesentlich polarisationsmikroskopisch gena
untersucht wurde. So erscheint auf dem Q u e r s c h l i f f
S c h n e i d e - und E c k z ä h n e des F l u f z p f e r d e s *(Hip*
potamus) eine breite Randpartie und eine kleinere zentrale, abwe
selnd hell und dunkel konzentrisch gestreifte Zone. Die Randschi
bleibt unter allen Azimuten zwischen gekreuzten Nicols dunkel, e
hält also quer durchschnittene, d. h. in bezug auf den Zahn longitu
nale Fibrillen. Im zentralen Abschnitt dagegen verhalten sich gewi
Zonen dauernd optisch neutral — Fasern senkrecht getroffen — wä
rend die alternierenden unter ± 45 ° aufleuchten — zirkuläre Fase
diese beiderlei Zonen sind nicht durch scharfe Grenzen getrennt, s
dern gehen allmählich ineinander über. Auf dem r a d i a l
L ä n g s s c h l i f f zeigt die ungestreifte Randpartie gleichmäfz
Auslöschung parallel der Länge des Zahnes, die gestreifte zentr
Zone dagegen ein ähnliches Verhalten wie auf dem Querschliff.
dem t a n g e n t i a l e n L ä n g s s c h l i f f endlich löscht die äufz
Lage ebenfalls parallel der Zahnachse aus, die innere aber bietet ei
welligen Faserverlauf dar, der in polarisiertem Licht wandernde A
löschstreifen zeigt. Eine genauere Untersuchung lehrt nun G e
h a r d t, dafz diese letzte Erscheinung durch übereinander geleg
Fibrillenlagen zustande kommt, die in der tangentialen Schliffeb
infolge der Wölbung des Zahnes streckenweise n e b e n e i n a n d
zutage treten und deren Verlaufsrichtung allmählich wechselt. So
gab sich im ganzen: in der Aufzenschicht des Zahnes verlaufen
leimgebenden Fasern longitudinal, in dem inneren Abschnitt zw
durchweg tangential, aber so, dafz von Schicht zu Schicht eine
mähliche Richtungsänderung in bezug auf die Zahnachse eintritt,
es bewirkt, dafz in gewissen Abständen auf dem Querschliff rein q
und rein längs getroffene Fasern auftreten, die durch ganz allmähli

Richtungsübergänge verbunden sind. Gebhardt hat dargelegt, daſz die Zähne durch diese Faseranordnung besonders widerstandsfähig gegen Biegung und Verdrehung sind.

Noch eigenartigere Fibrillenanordnung bietet das Dentin der Stoſzzähne des Elefanten dar. Auf ihrem Querschnitt nimmt man eine ähnliche Zeichnung wahr, wie sie von Graveuren zur Verzierung der Uhrdeckel usw. gebraucht wird, Kurven, die sich unter Bildung zahlreicher rhombischer Felder überschneiden (sog. Guillochierung). Die Grenzlinien der Rhomben leuchten in geeigneter Stellung zwischen gekreuzten Nicols hell auf; sie enthalten also mehr oder minder genau in der Schliffebene gelegene, zur Zahnachse annähernd senkrechte Fibrillenzüge. Die Mitte der rhombischen Figuren dagegen bleibt unter allen Azimuten dunkel, was auf quergetroffene, in bezug auf die Zahnachse longitudinale Fasern schlieſzen läſzt. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich Übergänge durch entsprechend schräg verlaufende gebogene und gekreuzte Fasern. Auch radiale und tangentiale Längsschliffe bestätigen diese Deutung. Diese verwickelte Anordnung der leimgebenden Fasern im Elfenbein erscheint nach Gebhardt geeignet, lokale Insulte auf gröſzere Massengebiete mit entsprechender Abschwächung zu verteilen und bedingt seine hochgradige Elastizität (Billardkugeln); da die Kurven dem Verlauf der Maximalspannungen bei tangentialem Zug und Druck von auſzen entsprechen, bietet der beschriebene Bau des Zahnbeines auch Schutz gegen Verdrehung.

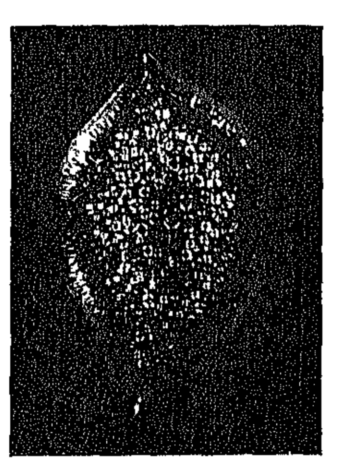


Ira du Bois-Reymond phot.

Abb. 163. Querschliff durch einen Zahn aus der Säge des Sägerochens (Pristis) Vergr. 6 : 1.

Bei Fischen finden sich besondere Formen des Dentins, von denen einige hier kurz besprochen werden sollen. Die stark abgeplatteten Zähne aus der Säge des Sägerochens *(Pristis)*, die auch Gebhardt untersucht hat, setzen sich gemäſz dem Querschnitt aus längs zur Zahnachse gestellten, gelegentlich sich verzweigenden Röhren zusammen, die, durch eine geringe Menge von streifigem Zwischengewebe getrennt, sich gegenseitig polygonal bekanten (Abb. 163); von der Innenfläche der Röhren strahlen in ihre Wand radial Dentinkanälchen ein. Die Masse der Röhrchen bleibt auf

dem Zahnquerschnitt im allgemeinen zwischen gekreuzten Nic unter allen Azimuten dunkel, womit auch ihre im gewöhnlichen Li sichtbare, feine, auf quer getroffene Fibrillen hinweisende Punk rung in Übereinklang steht. Einzelne Röhrchen zeigen (in mein Präparat vor allem im mittleren Teil des Zahnes) gut ausgeprä negative Kreuze, was auf tangential geneigten Verlauf der Fibril hinweist.[1]) Das vom Zwischengewebe gebildete, ziemlich regelmäßi Fachwerk zwischen den Röhrchen tritt Diagonalstellung des Querschliffes a fallend hervor (vgl. Abb. 163).



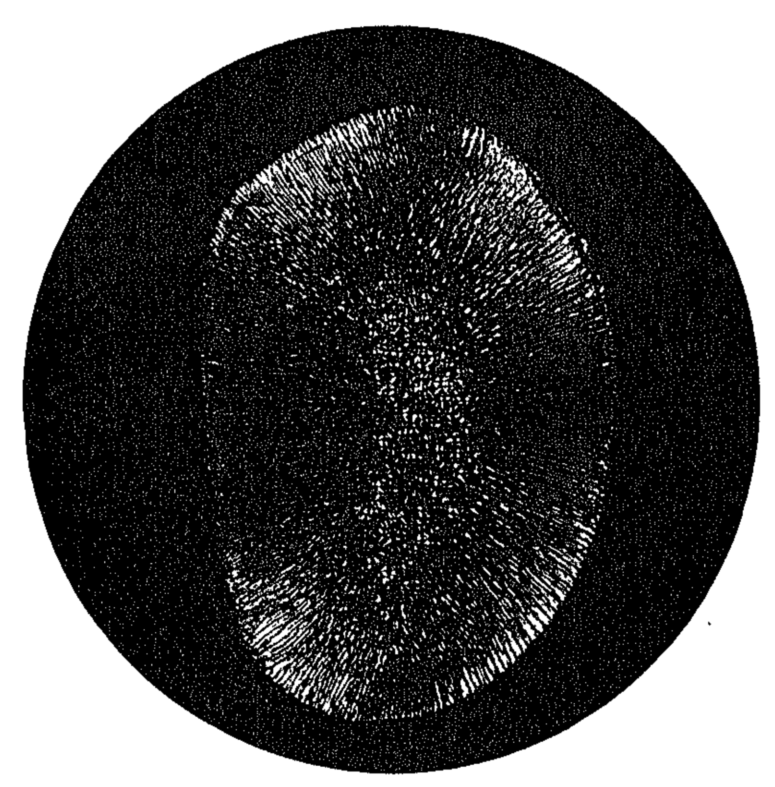
Iva du Bois Reymond phot.

Abb. 164. Querschliff durch einen Zahn vom Hecht (Esox). Vergr. 10 : 1.

Ein Q u e r s c h l i f f durch den H e c z a h n (Abb. 164) bietet in seinem inne weitaus größeren Teil zahlreiche c durchschnittene, im Leben blutgefäßl tige „V a s o d e n t i n k a n ä l c h e n" sehr verschiedenem Kaliber dar, die du eine längsfaserige, von Dentinröhrc freie Grundmasse voneinander geschie sind. Die Vasodentinkanälchen in Peripherie des Zahnes dagegen geben z reiche parallele Büschel feinster Der röhrchen gegen die Zahnoberfläche ab. In polarisiertem Licht erscheint G r u n d m a s s e des Zahnes im al meinen dunkel, und gibt konoskop an einzelnen (von Gefäßkanälchen freien) Stellen p o s i t i v e a c h s i g e I n t e r f e r e n z b i l d e r. Die unmittelbare U m g e b u d e r V a s o d e n t i n k a n ä l c h e n aber weist ein scharfes n e t i v e s S p h ä r i t e n k r e u z (vgl. Abb. 164) auf, wonach ein n oder minder schräg in tangentialen Ebenen gegen die Röhrcl achse geneigter Faserverlauf vorhanden sein muß. Zwischen peripherischen Büscheln der Dentinröhrchen dringen Bündel l gebender Fasern ein, die in polarisiertem Licht deutlich hervortre Entsprechend dem radialen Verlauf derselben zeigt der g a Z a h n im Randgebiet ein p o s i t i v e s S p h ä r i t e n k r e u z. dünne äußerste Schmelzlage erweist sich als negativ in bezug auf Flächennormale.) Aus dem L ä n g s s c h l i f f folgt ein im a meinen longitudinaler Verlauf der fibrillären Elemente im Zahnl

1) G e b h a r d t möchte die Kreuze auf die in Gegenspannung befindliche haltige Kittmasse beziehen.

Ein außerordentlich schönes Bild ergaben Längs- und Querschliffe durch einen Mahlzahn vom S e e w o l f *(Anarrhichas lupus).* Das Zahnbein besteht auch hier aus zahlreichen von Kapillargefäßen durchzogenen Kanälchen; sie verlaufen auf dem L ä n g s s c h l i f f im wesentlichen parallel der Zahnachse, biegen aber in den seitlichen



E. Leitz, Wetzlar, phot

Abb. 165
Querschliff durch einen Mahlzahn vom Seewolf (Anarrhichas lupus). Vergr. 15:1.

Teilen gegen die Oberfläche aus. Die Kanälchenwandungen, die, durch spärliche Zwischenmasse verbunden, den Hauptanteil des Zahnbeines ausmachen, erweisen sich als positiv in bezug auf ihre Längsachse. Am Q u e r s c h l i f f ergab sich folgendes: in der Mitte des Zahnes werden die K a n ä l c h e n quer durchschnitten (Abb. 165 u. 166); jedes von ihnen zeigt ein deutliches n e g a t i v e s S p h a r i - t e n k r e u z, das von konzentrischen abwechselnd optisch wirksamen

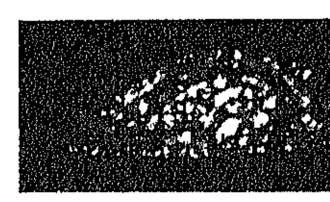


I. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 166. Gruppe von quergetroffenen Vasodentinkanälchen aus einem Mahlzahn vom Seewolf (Anarrhichas) Vergr. 150 : 1.

und neutrale
nen durchset
also ein Bild
ähnlich wie
dem Querschn
nes Havers
Systems; wie
muſz auch hi
eine Neigun
longitudinale
sein zur Kanä
achse in tang
len Ebenen
schlossen w
die in benach
Lamellen erh
wechseln kan
Randgeb
des Zahne
gegen finden
die Kanäle
längsgetroffe
da sie von de
des Quersc
nach allen
hin ausstrahl
muſz die Ran
bei eingeschaltetei Gipsplatte im ganzen eine Farbenverteilung w
positives Sphäritenkreuz ergeben (vgl. Abb. 165).

Auch die von Gefäſzkanälchen durchzogene Knochenmasse, welche die Basis der Haifischzähne erfüllt, zeigt ähnliche Erscheinungen wie die Haversschen Systeme; bereits Gebhardt hat für *Squalus* das Auftieten negativer Sphäiitenkreuze angegeben; das gleiche kann ich für *Oxyrhina* (Abb. 167) bestätigen.



Fra du Bois Reymond phot.

Abb. 167. Querschliff durch den Teil eines Haifischzahnes (Oxyrhin 5 : 1.

ANHANG

ZAHNSCHMELZ[1]

Obwohl der Schmelz seiner Entstehung nach viel eher als eine Kutikular- denn als eine bindegewebige Bildung gelten könnte, soll er bei seinen engen Beziehungen zum Dentin hier besprochen werden.

Der Schmelz (Email) der Zähne — wir berücksichtigen vornehmlich die Säugetiere — wird von den zylindrischen Epithelzellen geliefert, welche die Innenfläche des glockenartigen Schmelzorganes (einer Einstülpung des vielschichtigen Mundhöhlenepithels) bilden; diese Schmelzbildner (oder Ameloblasten) scheiden das Email ähnlich wie eine Kutikula gegen das bereits vorhandene Dentin hin ab. Jeder Ameloblast entsendet nämlich einen fädigen „Tomesschen" Fortsatz gegen das Zahnbein, in dem die Ablagerung der Kalksalze (Kalziumphosphat, -karbonat und -fluorid) unter fast völligem Zurücktreten einer zunächst reichlich vorhandenen Zwischenmasse beginnt; so wird jeder Fortsatz allmählich zu einem Schmelzprisma, das nur sehr geringe Mengen von organischer Substanz enthält.

Die fertigen Schmelzprismen sind faserartige Gebilde von polygonalem Querschnitt, der durch die gegenseitige Pressung benachbarter Prismen vielfach in charakteristischer Weise verzerrt ist. Ihre Anordnung in der Schmelzlage ist verwickelt; oft überkreuzen sie sich bündelweise, wodurch vor allem auf den Zahnlängsschliffen helle und dunkle Streifen im Schmelz schon bei schwacher Vergrößerung wahrnehmbar werden, die auf der verschiedenen Reflexion des auffallenden Lichtes von den in wechselnder Richtung durchschnittenen Prismengruppen herrühren (Schregersche Streifen).

Nach der Entdeckung von Hoppe-Seyler sind die fertigen Schmelzprismen negativ doppelbrechend bezogen auf ihre Längsachse. Doch hebt v. Ebner hervor, daß die optische Achse der Prismen sehr häufig nicht mit der morphologischen zusammenfällt, sondern Winkel bis zu 20° und darüber hinaus mit dieser bilden kann. Auch ergibt sich bei genauerer Untersuchung, daß einzelne

1) Zur allgemeinen Orientierung vgl. V. v. Ebner in A. Köllikers Handbuch der Gewebelehre, III. Bd. Leipzig 1902; De Terra, Vergleichende Anatomie des menschlichen Gebisses und der Zähne der Vertebraten, Jena 1911; s. a. Eidmann Anm. 1, S. 313; inbetreff der optischen Erscheinungen: F. Hoppe, Untersuchungen über die Constitution des Zahnschmelzes, Virchows Arch. Bd. 24 (1862), S. 13; v. Ebner, Strittige Fragen über den Bau des Zahnschmelzes, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl. Bd. 99, 3. Abtl. (1890), S. 56, Über die histologischen Änderungen des Zahnschmelzes während der Erhärtung, insbesondere beim Menschen, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67 (1906), S. 18.

Prismen bei keiner Stellung völlig neutral sind, weshalb sie sich keines falls mit einem Kristallindividuum vergleichen lassen. Quer getroffen Prismen bleiben unter allen Azimuten dunkel. Da der genannte Auto ebensowenig ein Achsenbild an den Prismen beobachten wie Ätz figuren erzeugen konnte, nimmt er an, daß die Doppelbrechung de Prismen durch Spannung entstehe (betr. Achsenbild vgl. aber S. 299

Im Gegensatz zu den fertigen sind, wie ebenfalls bereits Hoppe Seyler beobachtete, die jugendlichen, noch schneidbar we chen Schmelzprismen positiv doppelbrechend un nehmen erst mit der Erhärtung des Schmelzes durch ein isotrope Zwischenstadium — Übergangsschmelz — negative Doppe brechung an. Die polarisationsmikroskopische Untersuchung des sic entwickelnden Schmelzes kann daher zum Studium seiner Erhärtun dienen. Die Stärke der positiven Doppelbrechung de jugendlichen Schmelzes ist in hohem Grade von de Flüssigkeit abhängig, in der die Prismen untersuch und von der sie — im Gegensatz zu dem undurchdringlichen harte Schmelz — imbibiert werden, wie sie sich auch mit Silbernitra und Farbstoffen imprägnieren bezw. färben lassen. Nur Alkohol un Wasser lassen nach v. Ebner die am trockenen jugendliche Schmelz wahrnehmbare positive Doppelbrechung fast unberührt. Ter pentin, Paraffinöl, Benzin schwächen sie merklich, konzentrierte Glyzerin drückt sie fast auf Null herab und bewirkt bisweilen schwac negative Doppelbrechung. Ähnlichen Einfluß üben aus Origanumö Xylol, Monobromnaphtalin, etwas stärkeren Anisöl und Schwefe kohlenstoff. Dagegen rufen Zimmtöl, Cassiaöl, Nelkenöl, Salicylald hyd und Anilinöl sehr deutliche negative Doppelbrechung hervor, di jedoch viel schwächer ist als die ursprüngliche positive. Auch i Balsam überführte jugendliche Schmelzprismen sind negativ in bezu auf die Länge. Da nach Auswaschen der genannten Flüssigkeiten m Alkohol der Schmelz genau dasselbe Maß von positiver Doppelbre chung wie vorher zeigt, kann von einer bleibenden Strukturänderun des jugendlichen Schmelzes keine Rede sein. v. Ebner schließ daß die Flüssigkeit in der feinporösen Masse der Prismen Spannunge erzeugt, welche die Umkehr der Doppelbrechung veranlassen. Se Ambronns Feststellungen (s. S. 206) lag es aber sehr viel näher, a Stäbchendoppelbrechung zu denken, derart, daß die Pris men aus negativ doppelbrechenden, regelmäßig gelagerten Teilche aufgebaut sind, deren optische Eigenwirkung durch die mit ihrer An ordnung zusammenhängende positive Stäbchendoppelbrechung (b Untersuchung in Luft, Wasser und dergl.) verdeckt wird. Wird di Stäbchendoppelbrechung durch Imbibition mit einem Medium vo

Brechungsindex der Prismenmasse beseitigt, so kommt die negative Eigendoppelbrechung zutage. In der Tat ist auch bei den Schmelzprismen die Umkehr des optischen Charakters mit dem Auftreten von anomalen Interferenzfarben verknüpft.

Im besonderen untersuchte ich diese Verhältnisse an dem mächtig entwickelten jugendlichen Schmelz von Backenzähnen des Elefanten, die noch ganz im Kiefer verborgen waren. Schabt man den Schmelz mit einem Messer ab, so erhält man ein kreidig-weißes Pulver, das gemäß mikroskopischer Untersuchung aus längeren oder kürzeren Bruchstücken einzelner Prismen oder aus Gruppen von solchen besteht. An isolierten Prismen läßt sich bei Untersuchung in Luft starke positive Doppelbrechung erkennen; schon ein einzelnes dickeres Prisma konnte unter Einwirkung der Gipsplatte in Additionsstellung Blaugrün II. O zeigen. Beim Überführen in Wasser oder Alkohol sinkt die positive Doppelbrechung bereits, etwa bis auf Indigoviolett II. O. Bringt man die Objekte aus Alkohol in unverdünnten Salicylaldehyd oder Zimmtöl, so tritt an einem einzelnen Prisma und selbst bei kleineren Gruppen von solchen momentan die Umkehr des Charakters der Doppelbrechung ein. Dieser Umstand beweist, daß die genannten Flüssigkeiten die Prismen sehr rasch durchdringen, viel schneller als etwa Chitin- oder kollagene Fibrillen, woraus man auf verhältnismäßig große intermicellare Räume schließen darf. Setzt man Salicylaldehyd oder Zimmtöl tropfenweise den in Alkohol befindlichen Prismen zu, so vollzieht sich die Umkehr des optischen Charakters schrittweise und läßt sich an Prismengruppen bequem verfolgen. Oft sieht man in solchen parallelfaserigen Aggregaten die Prismen zur Hälfte positiv und zur Hälfte negativ doppelbrechend und kann dann im Grenzgebiet das Auftreten der anomalen Interferenzfarben feststellen.

Jugendliche Schmelzprismen in konzentrierter Thouletscher Lösung zeigen schwache negative Doppelbrechung bei der Untersuchung mit der Gipsplatte. Setzt man nun vorsichtig Wasser zu, dann steigt die negative Doppelbrechung zunächst, um erst darauf wieder zu sinken und in positive überzugehen. Der Brechungsindex der konzentrierten Thouletschen Lösung (1,73) ist eben so viel größer als der des Schmelzes (s. u.), daß positive Stäbchendoppelbrechung auftritt, welche die negative Micellardoppelbrechung herabdrückt. Erst wenn beim Verdünnen der Thouletschen Lösung ihr Index dem des Schmelzes gleich wird (soweit das in weißem Licht möglich ist), erscheint die Micellardoppelbrechung rein (vgl. S. 210).

Wir müssen also die negative Doppelbrechung des jugendlichen Schmelzes nach dem Aufhellen und des fertigen Schmelzes überhaupt auf die Eigendoppelbrechung seiner fast aus-

schließlich anorganischen Masse zurückführen; die p o s i t i v e D
p e l b r e c h u n g aber, die der jugendliche Schmelz in Medie
abweichendem Brechungsindex zeigt, ist S t ä b c h e n d o p
b r e c h u n g.

Nun hat H o p p e - S e y l e r gezeigt, daß im Zahnschmelz di
standteile des A p a t i t s (Doppelsalz von Calciumphosphat und
orcalcium bezw. Chlorcalcium: $|Ca ((PO_4)_2 Ca_3)_3| F_2$ bezw. $|Ca(($
$Ca_3)_3| Cl_2$ in isomorpher Mischung) sämtlich enthalten, die Me
verhältnisse hinsichtlich Fluor und Chlor aber durchaus andere
und auch der Schmelz von seiner frühesten Jugend an kohlens
Kalk enthält, der dem Apatit fremd ist. [1]) Wenn es also auch sc
daß der Schmelz aus Apatit nicht allein besteht, so wäre doch
H o p p e - S e y l e r möglich, daß er entweder aus Apatit, phos
saurem oder kohlensaurem Kalk sich zusammensetze, oder d
einem bestimmten Stadium seiner Entwicklung Apatit gebildet w
der sich vielleicht wieder in phosphorsauren und kohlensauren
umwandelte. Jedenfalls ist es auffallend, daß die Härte des Schm
mit der des Apatits übereinstimmt oder nur um ein geringes da
zurückbleibt und daß auch die L i c h t b r e c h u n g des Schm
die für den stärker brechbaren ordentlichen Strahl jener des Schw
kohlenstoffes (1,627) ungefähr gleichkommt, sich der des Apatits
Strahl 1,646, außerord. Strahl 1,642) nähert. Da nun der Apa
hexagonalen System kristallisierend, schwache, negativ einac
Doppelbrechung besitzt, so erscheint es nicht ausgeschlossen, da
Micelle der Schmelzprismen überwiegend ultramikroskopische A
kristalle sind und das um so mehr, als man Apatit auch in kr
kristalliner Form (als Phosphorit) kennt.

Färbt man jugendliche Schmelzprismen mit Kongorot, so werd
stark p l e o c h r o i t i s c h: stehen sie mit ihrer Länge parallel zur Sc
gungsrichtung des Polarisators, so erscheinen sie kräftig bla
senkrecht dazu blaßrot. Die im Hauptschnitt schwingende a
ordentliche Welle wird also stärker absorbiert. Bemerkenswerter
sind derart gefärbte Prismen viel schwieriger zu imbibieren als
färbte; [2]) denn führt man sie in trockenem Zustand in Balsam
so dringt dieser nur ganz allmählich ein, und daher behalten di
färbten Prismen, im Gegensatz zu ungefärbten, ihre starke po
Stäbchendoppelbrechung, die in Balsam viel schöner hervortr

1) Dazu ist allerdings zu bemerken, daß die neuere Mineralogie Mischapatite
die Mischkristalle des isomorphen Fluorapatits, Chlorapatits und K a r b
apatits bilden. 2) Wahrscheinlich wird diese Erscheinung durch eine Verklei
der intermicellaren Raume durch die Farbteilchen bedingt.

bei ihrer Untersuchung in Luft. In dem Maſze, wie dann allmählich der Balsam die Prismen durchtränkt, kehrt sich der Charakter der Doppelbrechung um, und man kann dabei sehr schön das Auftreten anomaler Interferenzfarben beobachten. Die pleochroitischen Erscheinungen, die nur von der Anordnung der doppelbrechenden Farbteilchen abhängen, werden durch die Umkehr des optischen Charakters der Prismen natürlich nicht verändert.

Von unserem Standpunkte aus läſzt sich auch verstehen, warum sich der Charakter der Doppelbrechung mit dem Erhärten allmählich umkehrt. Wie v. Ebner dargetan hat, erfolgt die Erhärtung derart, daſz die Kalksalze nicht nur den jugendlichen Prismen von auſzen aufgelagert, sondern auch zwischen die bereits vorhandenen kleinsten Teilchen eingelagert werden, eine Auffassung, die mit der zunehmenden Härte und steigenden Lichtbrechung einerseits und abnehmenden Färbbarkeit andererseits in bestem Übereinklang steht. Mit dieser Einlagerung würde aber die feinporöse Struktur und damit die Grundlage der Stäbchendoppelbrechung allmählich beseitigt und die Eigendoppelbrechung der Micelle allein zur Geltung kommen. Die von Hoppe-Seyler entdeckte und durch v. Ebner bestätigte Tatsache, daſz fertiger Schmelz durch Erhitzen wieder positiv doppelbrechend wird, lieſze sich dann so erklären, daſz Erhitzen, wie so oft bei kalkigen Gebilden, erneut eine feinporöse Beschaffenheit erzeugt. Ich habe mich an einem auf dem Platinblech geglühten Schliff durch die Krone eines Molaren vom Rind von der Richtigkeit dieser Angabe überzeugt; die positive Doppelbrechung war aber viel schwächer als beim jugendlichen Schmelz und es gelang mir nicht wie dort, ihren optischen Charakter durch Imbibition mit stark brechenden Flüssigkeiten ins Gegenteil zu verkehren; das mag wohl damit zusammenhängen, daſz die feinen im Prisma entstandenen Hohlräumchen allseits geschlossen sind.

Seltsamerweise ist nach v. Ebner — was auch ich an einigen Präparaten bestätigen konnte — der Schmelz der Beuteltiere auch im fertigen Zustand positiv; die Umkehr des optischen Charakters geht hier nicht so leicht von statten wie beim jugendlichen Schmelz.

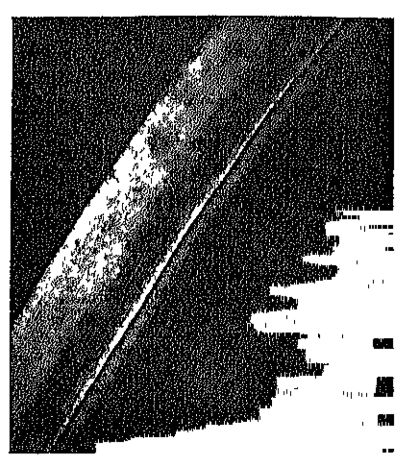
Verfolgt man die Schmelzbildung an Schliffen durch noch nicht fertige Zähne (die sich in Wasser befinden!) mit dem Polarisationsmikroskop, so ergibt sich, daſz die jüngsten Prismen, der primäre ziemlich undurchsichtige und undeutlich in Prismen gegliederte Schmelz, nicht merklich doppelbrechend sind, die etwas durchsichtiger und stärker lichtbrechend gewordenen, bereits gut gesonderten Prismen, der schneidbare junge Schmelz, positiv doppelbrechend wirken. Daran schlieſzt sich nun der nur noch sehr schwer färbbare Übergangsschmelz mit teils neu-

traler optischer Reaktion, teils bereits deutlich negativer Anisotropie und schließlich der negativ doppelbrechende wasserhelle, harte fertige Schmelz. Diese Umwandlung durchläuft das Email abgesehen von lokalen Störungen in derselben Reihenfolge, in der es abgelagert wird, d. h. von der Schmelzoberfläche gegen das Zahnbein und zugleich gegen die Zahnspitze fortschreitend (das letzte,



Fr. a du Bois-Reymond phot.

Abb. 168. Längsschliff durch einen Milchschneidezahn vom Menschen. Vergr. 7 : 1.



Fr. a du Bois Reymond phot.

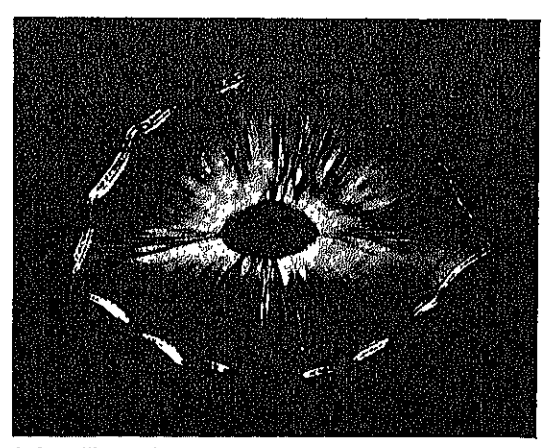
Abb. 169. Schliff durch den Schmelz und den angrenzenden Teil des Dentins eines Nagezahnes vom Biber (Castor). Vergr. 40 : 1.

weil ja die Schmelzkappe, solange der Zahn wächst, sich zur Wurzel hin vergrößert). Man findet also an jugendlichen Zähnen, z. B. an einem Schneidezahn des Neugeborenen, auf dem Dentin unmittelbar anliegend, an der Spitze des Zahnes am mächtigsten, nach der Wurzel hin sich verdünnend, eine Lage von negativem Email, darüber eine schmächtige Schicht von neutralem Übergangsschmelz und schließlich zu äußerst und am weitesten an der Wurzel herabreichend, eine Kappe von positivem jungen Schmelz.

Die kräftige Doppelbrechung der Schmelzprismen bringt es mit sich, daß Änderungen ihrer Verlaufsrichtung in polarisiertem Licht auffallend bemerkbar werden. So erscheinen (Abb. 168) die Schregerschen Streifen bei eingeschobener Gipsplatte und günstigem Azimut abwechselnd in steigender und sinkender Farbe, bezw. ohne Kompensator hell und dunkel, wobei die Lichtverteilung beim Drehen des Objekttisches sich ändert. Beim Biber kreuzen sich die Prismen in einer dem Zahnbein nahegelegenen Schmelzzone rechtwinklig und nehmen dann mehr nach außen parallelen Verlauf an. Die erstgenannte

Zone bleibt unter allen Azimuten zwischen gekreuzten Nicols annähernd dunkel, während die parallel-faserigen Abschnitte der Prismen unter ± 45° aufleuchten (Abb. 169).

Bei den niederen Wirbeltieren läßt der Schmelz eine deutliche Gliederung in Prismen vermissen; er erscheint vielmehr als einheitliche nur entsprechend den Perioden seiner Abscheidung geschichtete Masse. An einem Querschliff durch einen Krokodilzahn (Abb. 170) erwies sich die innerste und äußerste Lage des Schmelzes, wie in gewöhnlichem Licht merklich stärker lichtbrechend, so auch in polarisiertem als stärker doppelbrechend. Hier sowohl wie an einem Querschliff durch den Hautzahn eines Rochens (vgl. Abb. 162 S. 315) und den Zahn eines Hechtes (s. S. 318) und schließlich auch auf der Schuppe von *Lepidosteus* erwies sich der Schmelz als negativ in bezug auf die Normale seiner Schichten.[1]



L. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 170. Querschliff durch einen Krokodilzahn. Vergr. 6 : 1.

ABSCHNITT V

DIE ELASTISCHEN FASERN

Morphologisch unterscheidet sich elastisches Gewebe von leimgebendem dadurch, daß seine im Vergleich zum Kollagen gegen Alkalien und Säuren viel widerstandsfähigere und stärker lichtbrechende Masse, das Elastin, nicht nur in glatten Fasern, sondern auch in verästelten, ja in Platten und Körnern auftritt. Nicht weniger abweichend verhält es sich gegenüber mechanischer Beanspruchung: es wird sehr leicht deformiert, durch Zug ausgedehnt, vermag aber die erlittene Formänderung in vollkommener Weise wieder auszugleichen.

Auch im optischen Verhalten erweist das Elastin seine Eigenart gegenüber dem Kollagen. Das geeignetste Objekt für optische Prüfungen

1) Die Doppelbrechung des Schmelzes, die erheblich stärker ist als die des Zahnbeins, wird bei fossilen Zähnen und Schmelzschuppen zum Nachweis seiner Anwesenheit herangezogen (E. Stromer, Palaeozoologisches Praktikum, Berlin 1920).

ist das (parallelfaserige) Nackenband unserer großen Haustiere. Wie schon W. Müller[1]) angibt, besitzt das Nackenband in frischem Zustand und in dünnen Schichten keine oder nur äußerst schwache Doppelbrechung.[2]) Stücke eines eingetrockneten oder entwässerten (und dann aufgehellten) Nackenbandes aber sind doppelbrechend, und zwar erfolgt die Auslöschung parallel der Faserrichtung. Da Querschnitte durch ein aufgehelltes Nackenband senkrecht zur Faserung unter allen Azimuten dunkel bleiben, schloß Müller, daß die elastischen Fasern einachsig seien und optische und Faserachse zusammenfielen. Der Charakter der Doppelbrechung erweist sich als positiv in bezug auf die Faserlänge. Querschnitte durch ein im gedehnten Zustand (s. u.) in Alkohol erstarrtes Nackenband geben konoskopisch positiv zweiachsige Bilder. Beim Befeuchten und Aufweichen eines ausgetrockneten Nackenbandes verliert sich seine Doppelbrechung wieder. Längeres Liegen in konzentriertem Barytwasser macht das Nackenband mehr oder minder gallertig und alsdann fehlt beim Trocknen die Doppelbrechung. Ebenso hebt längeres Kochen mit Wasser sie vollständig auf und dann kann sie auch durch nachfolgendes Trocknen nicht wieder hergestellt werden. Übrigens hat man auch an elastischen Lamellen (z. B. aus den Arterien) Doppelbrechung beobachtet.

Zug verstärkt die positive Doppelbrechung, wobei also die elastische Faser dem gewöhnlichen Dehnungsgesetz folgt, und zwar genügt eine verhältnismäßig geringe Änderung der Länge, um eine merkliche Erhöhung der Interferenzfarbe herbeizuführen. Eintrocknen eines Bündels elastischer Fasern in mäßig gespanntem Zustand vermehrt die Doppelbrechung deutlich, die dann auch beim Einschluß in Nelkenöl, Terpentinöl, Balsam erhalten bleibt (v. Ebner „Untersuchungen"). Aus einem in stark gedehntem Zustand getrocknetem Nackenband kann man nach v. Ebner leicht Keile herstellen, deren Schneide der Längsrichtung des Nackenbandes entspricht und die etwa wie ein Gipskeil die aufeinanderfolgenden Ordnungen der Interferenzfarben darbieten.

v. Ebner möchte die Doppelbrechungserscheinungen der elastischen Fasern auf ihr kombiniertes Appositions- und Intussusceptionswachstum zurückführen; dieses würde eine Orientierung der langen Achse der Elastizitätsellipse in der radialen Richtung der Faser vor-

1) Beiträge zur Molekularstruktur thierischer Gewebe, Zeitschrift f. rat. Med. 3. Reihe, Bd. 10 (1861), S. 172. 2) Valentin erwähnt allerdings, daß das frische Nackenband vom Pferd dort, wo die Fasern gestreckt erscheinen, kräftig doppelbrechend sei.

aussetzen, jenes aber durch den Druck der neuaufgelagerten Schichten die Einstellung der kurzen Achse der Elastizitätsellipse in die gleiche radiale Richtung der Faser; indem die letzte Wirkung etwas überwiege, komme die geringe positive Doppelbrechung der elastischen Fasern zustande. Wir können dieser Erklärung nicht beipflichten, sondern nehmen für die elastischen Fasern wie für andere tierische Fibrillen ein Zusammenwirken von Stäbchen- und Micellardoppelbrechung an, mit der Besonderheit, daſz die Micelle in der ungespannten Faser nicht oder nur sehr unvollkommen ausgerichtet sind, weshalb diese isotrop ist; beim Dehnen oder Trocknen (vgl. S. 282) aber erhalten sie eine gesetzmäſzige Anordnung, womit die Faser anisotrop wird. Schon v. Ebner beobachtete, daſz Karbolsäure den Charakter der Doppelbrechung des Nackenbandes umkehrt. Ich habe den Versuch mit verschiedenen Phenolen an Faserbündeln vom Nackenband, die in gedehntem Zustand in Alkohol erstarrt waren, wiederholt. Oft gelingt die Durchtränkung nur schlecht; aber in einem Falle sah ich bei Anwendung von Karbolsäure in der Nähe des Umkehrpunktes lebhafte anomale Interferenzfarben auftreten. Damit ist aber gemäſz unseren früheren Ausführungen (s. S. 207 f) der Beweis für das Zusammenwirken von (positiver) Stäbchendoppelbrechung mit negativer Micellardoppelbrechung erbracht. — Weder mit Kongorot noch mit Methylenblau gelang es mir, sei es an frischen, gedehnten oder ungedehnten, sei es an alkoholbehandelten Fasern, Pleochroismus zu erzeugen.

Auf die Untersuchungen von Giersberg über künstliche Bildung elastischer Fasern haben wir bereits früher hingewiesen (s. S. 201); Angaben über Isotropie oder Anisotropie dieser Fibrillen macht der Autor nicht. Der Umstand, daſz das elastische Gewebe nicht nur in Fibrillen, sondern auch in Körnern und homogenen Platten auftritt, lehrt, daſz beim Elastin die Neigung der Micelle sich gesetzmäſzig zusammenzulegen bei weitem nicht so stark entwickelt ist, wie beim Kollagen, das wir nur in fibrillärer Form kennen. Auch die Unmöglichkeit, Pleochroismus an elastischen Fasern zu erzielen, läſzt sich wohl in diesem Sinne deuten, daſz nämlich die micellaren Richtkräfte hier schwächer sind als beim leimgebenden Gewebe und Chitin. Vielleicht wird man daher annehmen dürfen, daſz beim Elastin Spannungen eine unerläſzliche Bedingung für die Entstehung der Fasern sind, im Gegensatz zum Kollagen (s. S. 203).

Das getrocknete Nackenband des Rindes zeigte R. O. Herzog und W. Jancke im Röntgeninterferenzbild bei senkrechter Durchstrahlung rechts und links vom Durchstoſzpunkt zwei kleine Kreissegmente, etwas weiter entfernt vier regelmäſzig angeord-

nete Schwärzungen, hierauf rechts und links zwei sichel- bis halbmond förmige Schwärzungen, ferner oberhalb und unterhalb des Zentrum zwei Kreisstücke und endlich diesen parallel zwei weitere sichelför mige Bogenstücke.

G i e r s b e r g hat auf Übereinstimmungen im chemisch - physika lischen Verhalten von elastischen Fasern einerseits, den F i b r i l l e r der S c h a l e n h a u t im E i de R e p t i l i e n und V ö g e l anderer seits hingewiesen. Auch im opti schen Verhalten ähneln sie einande insofern als diese — und selbst in getrockneten Zustande — nur ein s c h w a c h e in bezug auf die Fa serlänge positive Doppelbrechun erkennen lassen.



Eva du Bois Reymond phot.

Abb 171. Elastoidinfäden aus dem Flossensaum eines Haies (Acanthias) Vergr. 70 : 1.

Anschließend an die elastische Fasern sei hier das Verhalten de sog. H o r n - oder E l a s t o i d i n f ä d e n aus dem F l o s s e n s a u r d e r H a i e behandelt, die zwar i ihrem physikalischen Verhalten we sentlich von den elastischen abwe chen, indem sie nur äußerst schwe dehnbar sind, aber in ihrem che mischen nach K r u k e n b e r g ihne verwandt sein sollen. An Alkoho material untersucht zeigten d dicken, hornartig durchscheinenden, glatten, fein fibrillären Fäde von rundlichem Querschnitt entschiedene Doppelbrechung und zwe löschen sie sehr gleichmäßig parallel zu ihrer Länge aus, undersche nen bei eingeschalteter Gipsplatte als positiv in bezug auf dies Richtung (Abb. 171).

Gut senkrecht zur Faserachse gehende Querschnitte, die eine kor zentrische Schichtung darbieten und orthoskopisch annähernd neutr unter allen Azimuten bleiben, ergeben k o n o s k o p i s c h ein deu liches zweiachsiges Bild (dunkles Kreuz) von positivem Charakter m kleinem Achsenwinkel; Längsschnitte zeigen entsprechend ein negat zweiachsiges Bild mit sehr großem Achsenwinkel.

Auch die Elastoidinfäden zeigen die U m k e h r d e r D o p p e b r e c h u n g unter Auftreten a n o m a l e r I n t e r f e r e n z f a r b e beim Behandeln mit Phenolen, ja sie stellen bei ihrer glasartige Durchsichtigkeit eines der schönsten Objekte dar, um dieses Phän

men kennen zu lernen. Da die Fäden sich nach dem Flossenrand hin allmählich verdünnen, so kann man sich bequem eine Stelle mit geeigneter Interferenzfarbe, etwa Weiſz I. O. für den Ausgang des Versuches auswählen. Ich wandte Salicylaldehyd, wässerige Pikrin- und Karbolsäure auf in Alkohol konserviertes Material an. Salicylaldehyd dringt nur langsam ein, Karbolsäure fast augenblicklich. Weitaus die schönsten Ergebnisse erhielt ich mit Pikrinsäure, die auch keine merkliche Änderung der Faserstruktur hervorruft. Da die imbibierende Flüssigkeit von auſzen zuerst rasch, dann langsamer ins Innere der Faser eindringt, so begegnet man einige Zeit nach dem Beginn des Versuches Fasern, die auſzen bereits negativ, innen aber noch positiv doppelbrechend sind, beide Zonen getrennt durch ein schmales fast isotropes Gebiet. Das zentrale Gebiet, in dem die Interferenzfarbe weiterhin langsam sinkt, eignet sich am besten zur Beobachtung der anomalen Farbenfolge. Bei einem Versuch mit Pikrinsäure folgte auf Weiſz I. O. bräunlichgelb, braunrot, blau, blaugrün, gelb. Bei Prüfung der bräunlichgelben Interferenzfarbe mit der Gipsplatte erwies sich das Objekt als fast isotrop, beim Auftreten der blauen Farbe war es bereits negativ.

Es gelang mir nur schwachen Pleochroismus an Elastoidinfasern zu beobachten, trotz starker Färbung mit Kongorot.

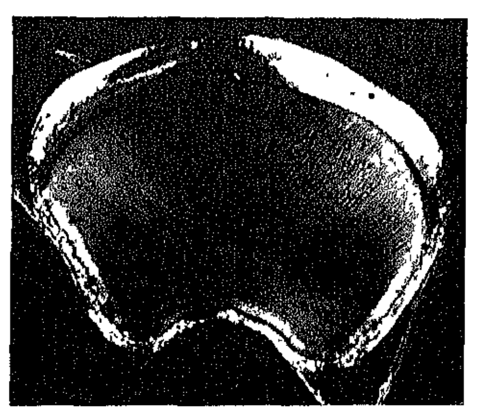
ANHANG

CHORDAGEWEBE

Das Gewebe der Rückensaite (Chorda), die bei den höheren Vertebraten der embryonale Vorläufer der Wirbelsäule ist, bei den niederen in wechselndem Umfange zeitlebens bestehen bleiben kann, nimmt eine seltsame Mittelstellung zwischen Bindegewebe und Epithel ein. Früher glaubte man das Chordagewebe als ein groſzblasiges Bindegewebe mit geringen Mengen verkittender Grundsubstanz deuten und insbesondere dem Knorpel anreihen zu können. Doch ergaben genauere Untersuchungen, daſz die blasigen Chordazellen isolierbar sind und zwischen ihnen keine Grundmasse nachweisbar ist, deren Anschein vielmehr nur durch die aneinanderstoſzenden Zellmembranen bedingt wird. Einzig der Turgor der mit Flüssigkeit erfüllten Zelle, deren Plasma sich auf einen Wandbelag beschränkt, in dem auch der Zellkern seinen Platz hat, ist es, der dieses Gewebe zu seiner stützenden Funktion befähigt, nicht aber eine Interzellularsubstanz wie bei echtem Bindegewebe. Die Zellen können ähnlich wie bei Epithelien durch Interzellularräume getrennt und durch Zellbrücken verbunden sein. Andererseits aber weist doch auf eine Verwandtschaft mit dem Binde-

gewebe hin: die Fähigkeit der indifferenten, oberflächlichen Lage plasmagefüllter Chordazellen (des sog. Chordaepithels), leimgebende Fasern (die sog. faserigen Chordascheiden) zu liefern und sich in Knorpelzellen umwandeln zu können.[1])

Die polarisationsmikroskopischen Erscheinungen am Chordagewebe sind vor allem durch v. Ebner untersucht worden.[2]) Nach diesem Autor zeigen die Chordazellen der Neunaugen (Meerpricke, *Petromyzon marinus,* und Querder, *Ammocoetes)* in frischem Zustand merkliche Doppelbrechung der Membranen, und zwar gibt ein Querschnitt durch die Chordagallerte im ganzen die Erscheinung eines positiven Kreuzes, dessen Mittelpunkt in den sog. Chordastrang fällt.[3]) (Abb. 172). Im Längsschnitt wirkt die Chordagallerte im allgemeinen negativ in bezug auf die Längsachse der Chorda, der zentrale Chordastrang aber positiv. Das erklärt sich durch die bereits von Retzius in den Zellmembranen nachgewiesenen, positiv einachsig doppelbrechenden Fäserchen (optische Achse in der Faserrichtung), die vorzüglich in der Richtung des längsten Zelldurchmessers verlaufen; in der Chordagallerte nun sind die Zellen vorwiegend in radialer Richtung verlängert, im Chordastrang dagegen in achsialer. Wie man aus den Zellformen entnehmen kann, befindet sich der Chordastrang in gegensätzlicher Spannung zur übrigen Gallerte; das zeigt sich auch darin, daß beim Durchschneiden eines toten Querders mit bereits unerregbarer Mus-



J. Leitz, Wetzlar, phot

Abb. 172. Querschnitt durch die Chorda eines Neunauges (Petromyzon) Vergr. 15 : 1.

1) Nach neueren Anschauungen (s. Anmerkung 2, S. 283) stammen die faserigen Chordascheiden nicht vom Chordaepithel sondern vom umgebenden Bindegewebe. 2) Über den feineren Bau der Chorda dorsalis der Cyclostomen, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl. Bd. 104, Abt. III (1895), S. 1; Über den feineren Bau der Chorda dorsalis von Acipenser, ebendort, S. 149; Über den Bau der Chorda dorsalis des Amphioxus lanceolatus, ebendort, S. 199; Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien, ebendort Bd. 105 (1896), S. 123; Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62 (1897), S. 469. 3) Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß die Chordascheide auf dem Querschnitt ein negatives Kreuz darbietet (vgl. S. 287).

kulatur die Chordagallerte sich etwas über die Schnittfläche vorwölbt, der Chordastrang aber sich zusammenzieht, was durch eine seichte Einziehung an seiner Stelle bemerkbar wird.

Später hat sich v. Ebner in dem Sinne geäußert, daß die Doppelbrechung der Membranen der Chordagallerte negativ in bezug auf ihre Flächennormale sei, indem er sie unmittelbar auf die in der Gallerte herrschenden Druckverhältnisse zurückführte, zumal die Membranen bei *Acipenser* keine fibrillare Struktur erkennen ließen, aber dieselben Erscheinungen der Doppelbrechung zeigten.

Im Chordaepithel von *Petromyzon* sah v. Ebner an Gefrierschnitten die Zellen positiv in bezug auf ihre Längsachse; da nun zwischen diesen Elementen keine Membranen vorhanden sind, wie bei den eigentlichen Chordazellen, so muß hier der Körper der Zelle selbst Träger der Doppelbrechung sein.

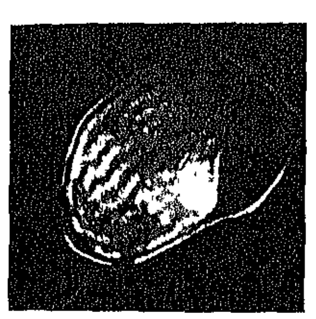
Die Doppelbrechung des Chordagewebes wird durch Phenole nicht umgekehrt (v. Ebner).[1]

Beim Sterlet *(Acipenser ruthenus)* findet sich anstelle des rundlichen Chordastranges ein transversal gestelltes und zugleich gebogenes (mit der Konkavität ventralwärts gewandtes) Chordaband. Die Gegenwart von Spannungen zwischen Chordaband und der übrigen Gallerte kommt in ähnlicher Weise, wie eben für die Neunaugen geschildert, in dem Verhalten des frischen Querschnittes zum Ausdruck. Ebenfalls hier erweist sich am Längsschnitt der Chorda das Band als optisch positiv, die übrige Gallerte als negativ in bezug auf die Länge der Chorda. Der Querschnitt dagegen unterscheidet sich insofern, als der Chordastrang in dieser Ansicht doppelbrechend wirkt und zwar positiv in bezug auf die gekrümmte Linie des Bandquerschnittes. v. Ebner hat danach das Band als optisch zweiachsig bezeichnet, wobei die längste Achse in seine Längsrichtung, die kürzeste in seine dorsoventrale Richtung fallt. Doch glaube ich nicht, daß mit einer solchen Angabe viel gewonnen ist, da man doch auf das Verhalten der das Chordaband aufbauenden, doppelbrechenden Einzelteile zurückgreifen muß, deren wohl nicht ganz einfache Anordnung zur Erklärung der beobachteten Tatsachen ausreichen dürfte, nämlich der (positiv einachsigen) Fibrillen, welche sich an Präparaten, die mit Kongorot gefärbt sind, als zarte Streifung der Zellmembranen des Bandes wahrnehmen lassen. Allerdings konnte v. Ebner einen faserigen Bau der Wände bei den gewöhnlichen Chordazellen von *Acipenser* nicht feststellen; aber die Doppelbrechung der Membranen

1) Ich habe keine Gelegenheit gehabt, das Verhalten von Chordagewebe gegenüber Flüssigkeiten von verschiedenem Brechungsindex zu prüfen.

ist eine ähnliche wie bei den Petromyzonten („Optisch einachsig negativ mit senkrecht zur Membran orientierter Achse").

Auffallend faserige Beschaffenheit zeigen bestimmte Zellen des Chordagewebes der Knochenfische, so z. B. beim Hecht *(Esox lucius)*, die v. Ebner „epidermoide Zellen" genannt hat. Diese Fasern sind weder leimgebender noch elastischer Natur, sondern gleich dem Horngewebe erfahren sie keine Umkehr der Doppelbrechung durch Phenole.



Fra du Bois Reymond phot

Abb. 173. Querschnitt durch die Chorda eines Lanzettfischchens (Amphioxus) Vergr. 65 : 1.

Die Chorda des Lanzettfischchens *(Amphioxus, Branchiostoma)* weicht in grundlegender Weise von derjenigen der übrigen Wirbeltiere ab, indem sie aus einer großen Zahl faseriger, quergestellter Plättchen (mit dazwischen gelegenen Bildungszellen) aufgebaut ist, die, wie die Geldstücke in einer Rolle, im Chordazylinder aneinander gelagert sind. Um sie zu untersuchen, schneidet man nach v. Ebner am besten einem kurze Zeit in Thymolwasser macerierten *Amphioxus* ein Stück des Rumpfes ab und preßt mit einer Pinzette die Chordascheide; alsdann tritt der Inhalt als zusammenhängende Säule heraus, die, in einem Reagenzglas geschüttelt in elliptische Plättchen zerfällt, die vielfach zu mehreren aneinander hängen bleiben. Wie bereits Joh. Müller erkannt hatte, sind das letzte Strukturelement eines jeden Plättchens feine Fasern, die in den Platten transversal zum Körper verlaufen und aus abwechselnd verschiedenen Gliedern bestehen, ähnlich wie die Fibrillen der quergestreiften Muskelfasern (v. Ebner). Diese Glieder lassen sich an den durch Mazeration isolierten Plättchen kaum erkennen, treten aber nach Färbung gut hervor und ebenso auch im polarisiertem Licht; denn nur die färbbaren Abschnitte sind positiv einachsig doppelbrechend, die nicht färbbaren aber isotrop, woraus sich eine weitere Ähnlichkeit mit den quergestreiften Myofibrillen ergibt. Da die homologen Abschnitte nebeneinander gelegener Fibrillen über größere Flächen der Plättchen hin einander entsprechen, so entsteht, ähnlich wie in einer Muskelfaser, eine (vertikale) Bänderung der Chordaplatten im ganzen, die allerdings nicht regelmäßig ist, indem auch Verschmelzungen benachbarter Bänder vorkommen. Gemäß dem Gesagten bieten die isolierten Chordaplatten ein überaus zierliches Bild zwischen gekreuzten Nicols dar (Abb. 173), namentlich bei eingelegter Gipsplatte; ste

der große Durchmesser der elliptischen Plättchen unter + 45°, verlaufen also die Fibrillen unter — 45°, so erscheinen ihre doppelbrechenden Abschnitte in sinkender Farbe, bei umgekehrter Stellung in steigender. Bei orthogonaler Orientierung des Ellipsendurchmessers ist die Platte im ganzen dunkel, läßt bezw. die Farbe des Gipsgrundes ungeändert. Da die genannten Erscheinungen nicht nur an einzelnen Platten, sondern auch an Sätzen von 3—5 sehr scharf zu sehen sind, muß auch sogar in den aufeinander folgenden Platten der Wechsel von einfach- und doppelbrechenden Faserabschnitten fast genau übereinanderfallen. Daß die optische Achse der Fasern in ihrer Längsrichtung liegt, ergibt sich aus dem Verhalten von Plattensäulchen; liegt ein solches auf seiner rechten oder linken Seite, so wirkt es unter allen Azimuten neutral; ruht die Säule dagegen mit ihrer dorsalen oder ventralen Fläche dem Objektträger auf, so erscheint sie stark positiv in bezug auf ihre Querachse.

Daß die Fasern der Platten weder leimgebend noch elastischer Natur sind, geht nach v. Ebner bereits aus dem Umstand mit Sicherheit hervor, daß der Charakter der Doppelbrechung durch Phenole nicht umgekehrt wird; sie verhalten sich also in dieser Hinsicht ganz wie die Fasern bezw. Membranen der Chordazellen von Cyclostomen und Acipenseriden.

Vornehmlich durch Schaffer[1]) haben die dem Chordagewebe nahestehenden Stützgewebe, insbesondere das chordoide blasige Stützgewebe bei Wirbeltieren und Wirbellosen, eine genaue Untersuchung erfahren. Auch über das polarisationsmikroskopische Verhalten dieser Gewebe finden sich einige Angaben bei dem genannten Forscher, so z. B. über das von ihm hierher gerechnete eigentümliche Gewebe, das dem Tentakelapparat von *Amphioxus* zur Stütze dient. Orientiert man einen Cirrenstab zwischen gekreuzten Nicols bei eingeschalteter Gipsplatte unter + 45°, so erscheinen die beiden oberflächlichen Streifen der Scheide in steigenden Farben, der Inhalt gelblich. Danach könnte man vermuten, daß der Cirrus eine andere Scheide als die längsfaserige nicht besitze. Bringt man jedoch jetzt den Cirrenträger in dieselbe Stellung, so folgt auf die oberflächliche blaue Schicht eine diese an Breite übertreffende neutrale, die in allen Azimuten die Farbe des Gipsgrundes zeigt: eine innere zirkuläre Schicht.[2]) In Wirklichkeit ist sie nicht optisch neutral, aber ihre geringe in den Radien senkrecht zur Oberfläche des Zylinders

1) Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz, III. Teil, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 97 (1911), S. 1. 2) Es ist mir nicht gelungen, diese Beobachtung Schaffers an konserviertem Material zu wiederholen.

positive Doppelbrechung kann infolge der zirkulären Anordnung d
Fibrillen nicht zur Geltung kommen. Behandlung mit Salicyaldehy
kehrt die Doppelbrechung der äußeren Scheide um, die des zellig
Inhalts aber bleibt unverändert.

ZWEITE GRUPPE

OBERHAUT UND HORNBILDUNGEN DER WIRBELTIERE

Bei den Wirbeltieren wird die Oberhaut (Epidermis) von einer
vielschichtigen Epithel gebildet, dessen innere, der Lederhau
angrenzende Lage als Keimschicht (Stratum Malphighii) durc
Zellteilungen ständig neue Elemente liefert, die nach außen vorge
schoben und hier bei den verschiedenen Gruppen in wechselnder
Grade (am wenigsten bei den Fischen) der Verhornung anheim
fallen; d. h. sie erleiden eine Umwandlung, die unter Degeneration de
Kernes durch Eintrocknung und also Volumverkleinerung, Stickstoff
und Schwefelanreicherung des Plasmas schließlich zum Tode de
Zellen führt.[1]) Die Gesamtheit der verhornten Zellen stellt dann, funk
tionell ähnlich wie eine Kutikula, morphologisch aber in grundver
schiedener Weise, eine schützende Decke, die Hornschicht, da
deren oberflächliche Anteile entweder ständig in kleinen Stückche
abblättern, oder aber von Zeit zu Zeit in zusammenhängenden, größe
ren, bisweilen den ganzen Körper umfassenden Lamellen (Häutun
der Amphibien und Reptilien) abgeworfen werden; in auffälliger Weis
macht sich auch die Erneuerung der Hornschicht bei den Epidermoi
dalorganen der höheren Wirbeltiere im Feder- und Haarwech
sel bemerkbar. —

Es ist eine physiologisch bemerkenswerte Tatsache, daß wie di
bisher besprochenen Stützsubstanzen — die extrazellulären Kutikular
und Interzellularmassen — überwiegend, so auch die Epidermi
und die Epidermoidalorgane wohl immer fibrillär differen
ziert sind, nur daß es sich hier um im Plasma der Zellen entstanden
und auch allem Anschein nach ihm chemisch viel näher stehend
intrazelluläre Fibrillen handelt, um die sog. Plasma
fasern oder Tonofibrillen. Und wie in den anderen Stütz
substanzen, so erscheinen auch in der Epidermis die Tonofibril
len als wesentliche Träger der Doppelbrechung.

---

1) Vgl. auch H. Krieg, Zur Theorie des geschichteten Plattenepithels, Verh
Anat. Ges. 1922, S. 242.

Diese Fasern treten durch fädige Interzellularbrücken aus einer Zelle in die benachbarten ein und stellen in ihrer Gesamtheit ein gesetzmäßzig angelegtes System dar: sie entsprechen den Richtungen der im Gewebe herrschenden Zugspannungen und sind zugleich so geordnet, daßz sie äußzerer mechanischer Bewirkung durch Zug, Scherung und Druck — wobei Druck in Zugspannung umgesetzt wird — Widerstand leisten; kurz, die Tonofibrillen stellen nach der herrschenden Anschauung eine funktionelle Struktur dar. Für eine solche Auffassung und weiter für eine Entstehung der Tonofibrillen bei mechanischer Beanspruchung ihrer Matrix, des Protoplasmas, spricht sehr eindringlich die Tatsache, daßz in der Haut des Frosches dort, wo Muskelzellen an die Unterfläche des Epithels ansetzen, also zweifellos wenigstens zeitweilig ein Zug auf's Epithel ausgeübt wird, eine (gegenüber dem Verhalten in den übrigen Zellen starke) sehnenartige Ausbildung der Tonofibrillen in den epithelialen Ansatzzellen erscheint.[1]) Und ähnlich findet man in der Haut der Weichschildkröte *Emyda*[2]) eine kräftige Ausbildung der Tonofibrillen in jenen basalen Epidermiszellen, die den Bindegewebsbündelchen zum Ansatz dienen, welche die horizontalen Lagen der Lederhaut senkrecht durchsetzen.

Nach den Beobachtungen an Chitin-, leimgebenden und elastischen Fasern werden wir auch bei den Tonofibrillen der Epidermis die Ursache der Doppelbrechung in einem Zusammenwirken von Stäbchen- und Micellardoppelbrechung suchen dürfen. Es ist bisher nicht gelungen, die Stärke der Doppelbrechung von Oberhaut und Hornbildungen durch Imbibition mit Flüssigkeiten von entsprechendem Brechungsindex wesentlich zu ändern, sofern diese Medien keine Quellung oder Schrumpfung herbeiführen und Struktur und chemische Beschaffenheit unberührt lassen, wie denn auch v. Ebner angibt, daßz die Phenole den Charakter der Doppelbrechung von Horn nicht umkehren. Man möchte nun vielleicht zunächst daran denken, daßz bei den trocknen Hornbildungen, etwa Haaren, die Durchtränkung der Objekte nur schwer zu erzielen ist, und daher eine Änderung der Doppelbrechung ausbleibt. Doch macht man auch an

1) W. J. Schmidt, Die Ontogenie der glatten Muskelzellen in der Froschhaut, ein Beispiel für die Differenzierung der Epidermis durch Muskelzug, Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd. 18 (1920), S. 317. — Auch bei den Arthropoden ist das einschichtige Epithel dort, wo Muskelzellen ansetzen, fibrillär differenziert. 2) W. J. Schmidt, Die Panzerhaut der Weichschildkröte Emyda granosa und die funktionelle Bedeutung ihrer Strukturen, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 95 Abt. I, S. 186.

weichen, jugendlichen Hornbildungen genau dieselben Erfahrungen. So stellte ich viele Versuche mit den Hornblättchen vom Pferdehuf (s. S. 354) an, die von der Keimschicht befreit, zarte am Rande nur *eine* Zellage dicke Plättchen darstellen, die sich sehr angenehm untersuchen lassen. Vergebens bemühte ich mich, durch Nelkenöl, Zimmtaldehyd, Anilin, Salicylaldehyd, Pikrinsäure eine Änderung der Doppelbrechung herbeizuführen. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daſz die Hornblättchen von diesen Flüssigkeiten vollkommen imbibiert werden; denn sie erscheinen in Zimmtöl und Anilin z. B. vollkommen aufgehellt, so durchsichtig, daſz man sie in gewöhnlichem Licht kaum mehr wahrnimmt, und es treten auch die Beugungsfarben auf, die man an anderen tierischen Fasern öfter beobachten kann, wenn der Brechungsindex von Durchtränkungsflüssigkeit und Objekt ungefähr gleich ist. Trotzdem ändert sich die Doppelbrechung nicht oder nur unwesentlich. Daher wird man wohl annehmen dürfen, daſz *positive* Eigendoppelbrechung der Micelle bei den Tonofibrillen den weitaus gröſzten Teil der Gesamtanisotropie ausmacht, ähnlich wie bei den Seidefasern. Nur *Thoulet*sche Lösung erzeugte ein rasches Sinken der Interferenzfarbe der Hornblättchen; doch blieb der Charakter der Doppelbrechung immer positiv; Auftreten anomaler Interferenzfarben war nicht zu beobachten, und das Horn veränderte sich in kurzer Zeit stark.

R. O. *Herzog* und W. *Jancke* haben Haare (in denen die Tonofibrillen längs verlaufen) *röntgenspektroskopisch* untersucht. Parallel angeordnete Haare zeigen bei der Durchleuchtung *senkrecht zur Länge* ein überraschendes Bild. Rechts und links vom Durchstoſzpunkt (des unabgelenkten Strahles) tritt auf der photographischen Platte je ein Punkt auf, in einiger Entfernung oberhalb und unterhalb ein ziemlich scharfer Streifen, auf beiden Seiten ein unscharfer Streifen. Ist der Abstand zwischen Haaren und Platte klein, so kann eine liegende Ellipse um den Durchstoſzpunkt vorgetäuscht werden, deren *kleinere* Achse der Längsrichtung des Haarbündels entspricht. Durchleuchtung der Haare *parallel* der Länge liefert 3—4 konzentrische Ringe auf der Platte. Ein Unterschied zwischen Schweinsborsten und menschlichem Haar wurde nicht gefunden. Es zeigt sich also hier geradeso wie bei anderen fibrillären Bildungen (vgl. S. 271), daſz sie aus Teilchen bestehen, denen ein Raumgitterbau (bezw. eine Struktur von entsprechender Gröſzenordnung) zukommt und die in bezug auf die Längsrichtung der Faser ausgerichtet sind, während dem Faserquerschnitt eine regelmäſzige Anordnung der Teilchen fehlt.

ABSCHNITT I

DIE OBERHAUT
UND EINIGE IHRER DIFFERENZIERUNGEN

Am charakteristischsten sind die Erscheinungen der Doppelbrechung an Querschnitten durch ein geradlinig gegen die Lederhaut abschließendes vielschichtiges, verhorntes Epithel, etwa die Oberhaut eines Amphibiums (Abb. 174) oder Reptils (vgl. Abb. 145 S. 286) oder auch durch das Corneaepithel des Wirbeltierauges. Geht die Kante des Schnittes einer Schwingungsrichtung der Nicols parallel, so herrscht maximale, wenn auch nicht völlige Dunkelheit, in Diagonalstellung dagegen leuchtet die Hornschicht kräftig, die Keimschicht weniger stark auf, und beide sind durch eine bald schmälere, bald breitere optisch neutrale Zone getrennt. Nach dem Einführen der Gipsplatte stellt man fest, daß Hornschicht und Keimschicht gegensätzliche Farben zeigen, und zwar erweist sich die Hornschicht als negativ, die Keimschicht als positiv in bezug auf die Flächennormale des Epithels.



F. Leitz, Wetzlar, phot.

Abb. 174. Querschnitt durch die Oberhaut (und die angrenzenden Teile) vom Feuersalamander (Salamandra). Vergr. 80:1.

Die Stärke der Doppelbrechung ist abgesehen von anderen Momenten — Alkohol z. B. kann die Doppelbrechung der Keimschicht nach v. Ebner gelegentlich fast ganz aufheben — in hohem Maße vom Grade der Verhornung (dem Wassergehalt) abhängig und nimmt mit dem Fortschreiten dieses Prozesses zu.

v. Ebner hat diese Verhältnisse unmittelbar aus den in der Epidermis herrschenden, durch ihr Wachstum hervorgerufenen und an den Zellformen ablesbaren Spannungen erklären wollen und zwar in folgender Weise.

Die Keimschicht besteht zu unterst aus einer Reihe schlanker, prismatischer Elemente, den sog. basalen Zylinderzellen; ihre Form wird dadurch bedingt, daß sich infolge der Zellteilungen immer neue Zellen zwischen die alten einschieben und so die Zellen — wenn man einen etwas größeren Bezirk ins Auge faßt — einem allseitig gleichmäßigen Seitendruck unterliegen, der

gerade so wirkt, als ob sie in der dazu senkrechten Richtung einen Zug unterworfen würden. Längsspannung gibt nach der allgemeine Regel positive Doppelbrechung mit Richtung de optischen Achse in der Zugachse, was mit der Beobachtung übereinstimmt.

Die Hornschicht dagegen wird von stark und zwar parallel zu Fläche des Epithels abgeplatteten Zellen gebildet, die also derart ge staltet sind, als ob sie einem Druck senkrecht zur Epithelfläche aus gesetzt gewesen wären, also einem Vertikaldruck, wie er da durch zustande kommt, daß die von der Keimschicht nachgeschobene Elemente gegen die unnachgiebige Hornschicht gepreßt werden. Ei solcher Druck würde aber negative Doppelbrechung mi Richtung der optischen Achse in der Flächennormale des Epithel hervorrufen.

Die zwischen diesen beiden doppelbrechenden gelegene neutral Schicht ließe sich ihrem optischen Verhalten nach als eine Ausgleichs zone zwischen dem in der Oberfläche der Epidermis herrschende Vertikaldruck und dem in der Tiefe bestehenden Seiten druck betrachten.

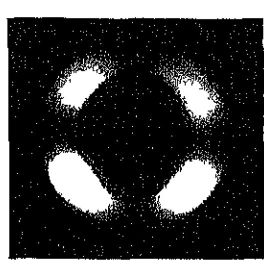
Ferner beobachtete v. Ebner optisch neutrales Verhalten des (nicht gezerrten) vielschichtigen Epithels in Flächenan sicht (Corneaepithel vom Schwein). Da nun diese Erscheinung nich auf kompensierenden Wirkungen der oberflächlichen und der tiefe Zellschichten beruhen kann, indem auch die äußere Zellage für sic allein in Flächenansicht unter allen Azimuten dunkel bleibt (und som indirekt das gleiche für die innere gilt), so erblickte v. Ebner auc darin eine Stütze für seine Deutung: die optische Achse stehe so wohl in der Keimschicht wie in der Hornschicht senkrecht zur Fläch der Epidermis.

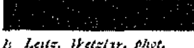
Die Übereinstimmung zwischen Druckverhältnissen und Zellforn einerseits und Doppelbrechung andererseits schien diesem Forsche denn geradezu einen Prüfstein für die Spannungstheorie abzugeben insbesondere der Umstand, daß der optische Charakter de Epidermiszellen sich im Laufe ihrer Entwicklung von einer basalen Zylinderzelle zu einer Hornzell umkehre, so wie auch die noch zu besprechende Tatsache, da sowohl einachsige wie zweiachsige Zellen in der Epidermis vorkomme

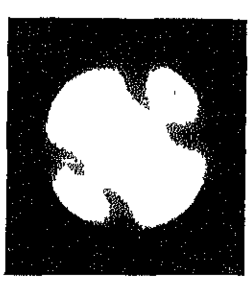
v. Ebner hat nämlich isolierte Hornzellen der menschliche Epidermis in polarisiertem Licht untersucht und gefunden, daß si stets positiv in bezug auf ihren längeren Durch messer wirken. Zellen ohne bevorzugte Durchmesser verhielte sich nahezu neutral, und nur die Druckleisten ließen Doppelbrechung

rkennen. Daraus folgerte der Autor, daſz verlängerte Zellen mit isodiametrischer Aufsicht (Basalzellen der Keimschicht) positiv einachsig ind, abgeplattete Zellen mit isodiametrischer Fläche negativ einchsig und Z e l l e n, d i e k e i n e i s o d i a m e t r i s c h e B e g r e n u n g besitzen, o p t i s c h z w e i a c h s i g. Da ihm nun die Zellormen als direkte Folgen des Druckes gelten, würde auch in diesen ptischen Eigenschaften die Wirkung des Druckes, so wie es die pannungstheorie verlangt, zum Ausdruck kommen.

Wir werden aber später (S. 345) sehen, daſz iese Vorstellungen v. b n e r s nicht haltbar sind; insbesondere leibt der ursprüngliche ptische Charakter der oppelbrechenden Elemente, nämlich der Tonofibrillen, in allen chichten der Epidermis derselbe. Bevor ir aber darauf näher ngehen, verfolgen wir unächst die weiteren Feststellungen in polarisiertem Lichte an der pidermis und zwar vor allem an der Hornschicht.







h Leitz, Wetzlar, phot.

a b

Abb. 175. Achsenbild einer Hornlamelle vom Schnabel des Toko (Rhamphastos), aufgenommen mit einer Achsenbildimmersion von der num. Apert. 1,45 *a)* in Normalstellung *b)* in Diagonalstellung.

Bereits früher hatte V a l e n t i n [1]) beobachtet, daſz H o r n p l a t e n, z. B. von Rinderhorn oder von Schildplatt oder die Hornschilder n den Füſzen der Vögel, bei k o n o s k o p i s c h e r Beobachtung e u t l i c h z w e i a c h s i g e I n t e r f e r e n z b i l d e r erkennen ssen: man sieht ein dunkles Kreuz, das sich beim Drehen des Präparates in zwei auseinanderweichende H y p e r b e l n öffnet [2]) (Abb. 75 a u. b). Der scheinbare Achsenwinkel ist sehr beträchtlich, erreicht hätzungsweise bis 120 °, ja geht selbst darüber hinaus, sodaſz also e II. M i t t e l l i n i e als s e n k r e c h t a u f d e r betreffenden o r n p l a t t e stehend angenommen werden muſz. Der C h a r a k e r des Achsenbildes erweist sich als n e g a t i v und die D i s p e r i o n d e r o p t i s c h e n Achsen (vgl. S. 46) ist gröſzer für Rot als für

Die Untersuchung der Pflanzen- und der Thiergewebe in polarisiertem Lichte, ipzig 1861, ferner Beiträge zur Mikroskopie IV, Einige Eigentümlichkeiten der orngewebe und der Knochenmasse, Arch. f. mikr. Anat., Bd. I (1857) S. 661.

Wenn V a l e n t i n 1861 die gelegentlich sich öffnenden Kreuze um die Schweißüsengänge oder um die Hornröhrchen des Pferdehufes in diesem Zusammennge erwähnt, so geschieht das zu unrecht, weil diese Erscheinungen in parallelem cht wahrnehmbar sind: Sphäritenkreuze.

Violett (beides bezogen auf die II. Mittellinie). Bei der schwa
Doppelbrechung des Hornes sind isochromatische Ri
nur an dickeren, hinreichend klaren Stücken wahrnehmbar.

Die Hyperbeln durchsetzen nach Valentin meist nur den e
Ring der isochromatischen Kurven, wie die Interferenzbilder auch
dere Unvollkommenheiten, z. B. schlechte Ausbildung des Kre
in der Normalstellung, zeigen können. Der Achsenwinkel schw
innerhalb gewisser Grenzen, ist z. B. in den Hornschuppen der l
tilien so klein, daſz die Bilder sich oft einachsigen nähern. Sind
Objekte zu dünn (Schuppen vieler Schlangen und Eidechsen), so
man die Wirkung durch gleichsinniges Übereinanderlegen von me
ren verstärken. Durch gekreuztes Übereinanderschichten meh
Hornplatten konnte Valentin, ähnlich wie es bei Glimmerpl
möglich ist, das zweiachsige Bild in ein einachsiges überführen.
die Ursache der Zweiachsigkeit hat der genannte Forscher nur
äuſzert, daſz sie auf eine „unsymmetrische Verteilung der doppe
chenden Elemente" zurückzuführen sei.[1])

Ohne von den Angaben seiner Vorgänger zu wissen, hat R. Pa
bianco[2]) die Zweiachsigkeit des Hornes an zahlreichen Obje
z. B. Federn und Schildern der Vögel, Hörnern und Hufen von
und Schaf, an Nägeln und Krallen, Schlangenschuppen und Fisch
Haaren vom Hund und an menschlicher Oberhaut beobachtet.
Grund seiner polarisationsoptischen Feststellungen kommt er
Schluſz, daſz die verhornten Zellen mineralisiert d. h.
kristallinischen Elementen aufgebaut seien. So bez
net er z. B. die Tonofibrillen in der Rinde des Haares als kristallini
Fibrillen einer albuminoiden Substanz, die aus den Säften des Org
mus abgeschieden wurde, ja er gibt zu erwägen, ob nicht die p
edrischen Zellen der Keimschicht mit gut ausgebildeten Interzell
brücken (die sog. Stachelzellen) radiäre Anhäufungen von Krist
seien, die durch längere spieſzförmige Kristalle — die Zellbrücke
untereinander zusammenhingen. Die einzelnen kristallinischen Fa
gelten Panebianco als zweiachsig mit konstantem

1) Valentin hat auch bei einzelnen Horngebilden (z. B. Rinderhorn) mi
S. 312 erwähnten Methode Zirkularpolarisation nachgewiesen, d
auf Schichtungsverhältnisse im Horngewebe zurückführt; ähnlich wie eine A
zweiachsiger Glimmerlamellen passend gekreuzt die Erscheinungen der Zirl
polarisation (Airysche Spiralen) konoskopisch darbietet, sollen auch im l
gewebe die einzelnen Schichten sich in bestimmter Weise überkreuzen; dar
aber bleiben wie in unvollkommenen Glimmersätzen — Hyperbeln und iso
matische Kurven erhalten, die das Verharren bei der zweiachsigen Beschaffe
anzeigen. 2) Studio ottico-cristallografico della cheratina, Riv. di mineralo
cristallografia Italiana, Bd. 17 (1897), S. 17.

senwinkel und er vermutet, daſz die zu beobachtenden Schwankungen des Achsenwinkels durch bestimmte Anordnungen der aufbauenden Fasern herbeigeführt würden, wie im Quarzin nach M. Lévy und Meunier-Chalmas (s. S. 345). Spannungen als Ursachen der Doppelbrechung lehnt der italienische Forscher ab, vielmehr stimmt er den Vorstellungen Nägelis bei.

Die Divergenz der optischen Achsen entspricht nach Panebianco (beim Einbetten des Objektes in Monobromnaphtalin) für die Beobachtung in Richtung der II. Mittellinie einem Winkel von durchschnittlich etwa 110° beim Horn der Federspule, etwa 125° im Stachel des Stachelschweins, 127° im Vogelschnabel und 115° im menschlichen Nagel. Der Achsenwinkel ist für Rot gröſzer als für Violett. Der Charakter des Achsenbildes erweist sich als negativ. In einzelnen Fällen beobachtete Panebianco auch das Achsenbild in Richtung der I. Mittellinie; der Winkel ist naturgemäſz viel kleiner (z. B. im Vogelschnabel 33°, beim menschlichen Nagel 60°), der Charakter positiv und die Dispersion umgekehrt ($r < v$).

Panebianco hat die Lage der Achsenebene und Mittellinien für die von ihm untersuchten Objekte genau angegeben; so findet er z. B. im Horn der Federspule die II. Mittellinie senkrecht zur Fläche und die Achsenebene in Übereinstimmung mit der Längsachse der Feder; im menschlichen Nagel steht zwar auch die II. Mittellinie senkrecht zur Fläche, aber die Achsenebene geht quer zur Länge des Nagels. Im übrigen ist dieser Forscher auf den Zusammenhang zwischen den optischen Erscheinungen und der Form und Struktur der einzelnen Zellen nicht näher eingegangen.

Eine Untersuchung, die ich vor kurzer Zeit an der Panzerepidermis der Weichschildkröte *Emyda* anstellte [1]) — damals ohne Kenntnis der Arbeit von Panebianco — bietet insofern Berührungspunkte mit der des italienischen Forschers, als sie das Ergebnis brachte, daſz die Tonofibrillen, wenn auch vielleicht nicht die ausschlieſzlichen, so doch die wesentlichen Träger der Doppelbrechung in der Oberhaut sind. An diesem günstigen Objekt lieſz sich nämlich erkennen, daſz das Plasma in den Zellen der Keimschicht nicht im ganzen zwischen gekreuzten Nicols aufleuchtet, sondern daſz nur seine faserigen Differenzierungen, eben die Tonofibrillen, doppelbrechend sind. (Vergl. Abb. 145, S. 286). Panebianco hat bereits für die menschliche Epidermis hervorgehoben, daſz die Fibrillierung der jungen Zellen der Keimschicht in

1) W. I. Schmidt, Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen (bei Emyda granosa) im polarisierten Lichte, Arch. f. Zellforschung Bd. 16 (1921), S. 1.

polarisiertem Licht gut wahrnehmbar sei. Auch an anderen Objel
noch habe ich diese Feststellungen für die Zellen der Keimsch
machen können. In den Zellen der Hornschicht sind die To
fibrillen auf Querschnitten gewöhnlich nicht mehr einzeln oder a
bündelweise wahrnehmbar — ebensowenig wie an gefärbten Prä
raten — da jede Zelle im ganzen nur als ein feiner an den Enden
gespitzter Streifen erscheint; aber durch Vergleich mit den angrenz
den Lagen der Keimschicht und durch die Untersuchung gefärl
Horizontalschnitte oder auch isolierter Zellen kann doch ihre An
nung im allgemeinen dargetan werden: sie verlaufen im wesentlic
parallel der Fläche der Epidermis, wobei sie in den einzelnen Ze
den Kernrest umkreisen. Gelegentlich lassen sich auch solche
obachtungen zwischen gekreuzten Nicols machen: so konnte ich
isolierten Hornzellen aus den Krallen von *Uroplatus*, einer
Geckoniden nahestehenden Eidechse, in polarisiertem Licht strei
Differenzierungen beobachten, deren Zwischenräume neutral
schienen; gemäß den Beobachtungen am gefärbten Präparat we
die aufleuchtenden Streifen Tonofibrillen. Daher ist die Annahme,
ebenfalls die Doppelbrechung der Hornzellen auf der Anwesen
der Tonofibrillen beruht, auch wohl für solche Fälle gültig, in de
diese Fasern infolge ihres dichten Aufeinanderliegens nicht m
einzeln unterschieden werden können.

Panebiancos Bezeichnung „kristallinisch" möchte ich für
doppelbrechenden Tonofibrillen vermeiden; denn sie könnte den
danken nahelegen, eine jede derartige Faser sei ein Kristallindividu
was sicher nicht der Wirklichkeit entspricht. Vielmehr nehme ich
daß die Tonofibrillen gleich anderen kolloidalen Fasern aus länglic
Micellen aufgebaut sind, die in bezug auf die Faserac
parallel ausgerichtet sind (vgl. S. 338).

In meiner genannten Arbeit hatte ich — einzig auf orthoskopis
Befunde hin — die Tonofibrillen als positiv einachsig angesproch
Gemäß den mitgeteilten Untersuchungen von Valentin
Panebianco und meinen eigenen inzwischen vorgenomme
konoskopischen Prüfungen müssen aber die Fasern als po
tiv zweiachsig doppelbrechend betrachtet werden. D
wenn auch die zweiachsigen Bilder vorzüglich an solchen Horr
dungen beobachtet werden können, die einen recht verwickelten V
lauf der Tonofibrillen darbieten, so fehlen sie doch keineswegs Mas
mit einer ausgesprochen parallelen Anordnung der To
fibrillen, wie z. B. Haaren und Stacheln der Säuger. Die Annah
daß die Zweiachsigkeit auf eine bestimmte Anordnung einachs
Tonofibrillen zurückgeführt werden könnte, muß daher hinter

anderen zurücktreten, daß jede einzelne Fibrille für sich bereits zweiachsig ist, wie sie ja auch Panebianco vertreten hat. Da man auf Querschnitten durch solche parallelfaserigen Gebilde z. B. Haare, oder auch die Rinde des Stachels von *Echidna* positiv zweiachsigen Interferenzbildern mit sehr kleinem Achsenwinkel begegnet, auf Längsschnitten aber negativen mit sehr großem Achsenwinkel, so müssen die Fasern als positiv zweiachsig doppelbrechend mit Richtung der I. Mittellinie in der Faserachse gelten. Es liegt also ein ganz entsprechendes Verhalten vor, wie wir es bei Kutikular- und bindegewebigen Fibrillen bereits beschrieben haben (vgl. S. 213 f und 275 f), und wie dort, so bleiben auch hier quer getroffene Fasern bei orthoskopischer Untersuchung unter allen Azimuten dunkel, weil bei dem kleinen Achsenwinkel die Doppelbrechung auf Schnitten senkrecht zur I. Mittellinie sehr schwach ist.

Panebianco ist geneigt, die Größe des Achsenwinkels als eine Konstante des kristallinischen Materials aufzufassen und sein Schwanken aus der besonderen Anordnungsweise der Fasern zu erklären.[1] Obwohl sich eine solche Deutung nicht widerlegen läßt, und gesetzmäßige Überkreuzungen zweiachsiger Fasern natürlich die Größe des wahrnehmbaren Achsenwinkels beeinflussen müssen, scheint mir der Umstand, daß auch bei parallelfaseriger Fibrillenanordnung, wie sie in Haaren und Stacheln herrscht, auf dem Querschnitt ziemliche Unterschiede in der Größe des Achsenwinkels ja an verschiedenen Stellen fast einachsige Bilder vorkommen, mehr dafür zu sprechen, daß es Unterschiede in der Anordnung der Micelle innerhalb der einzelnen Fasern sind, welche das Schwanken des Achsenwinkels bedingen (vgl. S. 215). —

Betrachtet man die Tonofibrillen als Träger der Anisotropie, so wird man einen Wechsel des wirklichen Charakters der Doppelbrechung während der Entwicklung einer basalen Epidermiszelle zu einer Hornzelle nicht annehmen, wie das v. Ebner tat. Sondern das gegensätzliche Verhalten von Keimschicht und Hornschicht beruht darauf, daß die vorherrschende Richtung der Tonofibrillen in beiden verschieden und zwar um 90° gegeneinander gekreuzt ist: denn wenn in der Keimschicht die in bezug auf ihre Länge positiven Fibrillen überwiegend senkrecht zur Epidermisfläche verlaufen, in der Hornschicht aber parallel dazu, dann muß ein Quer-

1) Die Berufung auf den Quarzin (s. o.) ist allerdings nicht mehr angebracht, da gemäß späteren Untersuchungen von H. Hein (Untersuchungen über faserige Kieselsäure und deren Verhältnis zu Opal und Quarz, N. Jahrb. f. Min., Beilageband 25, 1908, S. 182), die Elementarfasern der Quarzins positiv einachsig sind.

schnitt der Oberhaut bei eingeschalteter Gipsplatte unter + 45° Keimschicht in sinkender, die Hornschicht aber in steigender F zeigen. In Orthogonalstellung tritt keine völlige Dunkelheit in Keimschicht ein, weil nunmehr andere Anteile der Tonofibrillen Geltung kommen, und zwar vor allem die, welche durch die geschrägten seitlichen Wände der polyedrischen und linsenförmi Zellen in die benachbarten übertreten. Sie erscheinen in ihrer samtheit gleich einer kreuzstreifigen Schraffierung, deren beide Lin systeme unter etwa + und — 45° zum freien Rand des Schni verlaufen. In der neutralen Zone findet durch Überkreuzung Fibrillen Kompensation statt.

Während nach v. Ebners Anschauung die Hornschicht, von Fläche betrachtet, sich deshalb zwischen gekreuzten Nicols neu erweist, weil alsdann ihre optische Achse der Mikroskopachse par gehe, ist nach unserer Auffassung die Erklärung dafür folgende der Hornschicht verlaufen die Tonofibrillen wesentlich in der flachungsebene der stark zusammengepreßten Zellen, d. h. par der Epithelfläche,[1]) und umkreisen den Kernrest in ringförmi Bahnen.[2]) Beobachtung isolierter abgeplatteter Ho zellen (in Balsam eingebettet) — als sehr geeignet erwiesen sich Zellen vom Schnabel eines Pfefferfressers *(Rhamphastos)*, die durch Schaben mit dem Messer über die Hornfläche leicht einzeln halten ließen — lehrt, daß solche Zellen in Flächenansi niemals zwischen gekreuzten Nicols dunkel bl ben, wie es die v. Ebnersche Deutung verlangt, sondern daß unter Einwirkung der Gipsplatte eine Farbenverteilung n Art eines negativen Kreuzes darbieten.[3]) Ein derart Verhalten ist aber bei dem beschriebenen zirkulären Verlauf Fibrillen nicht anders zu erwarten. Auf der Kante stehende Ze sind viel stärker doppelbrechend gemäß der dickeren Schicht, die zur Wirkung kommt, und erscheinen positiv in bezug auf die Lä der Kante (gerade so wie die Hornzellen auf Querschnitten durch

1) Die Fibrillen werden wahrscheinlich zum Teil rein mechanisch infolge Abplattung aus ihrer in den tiefen Epidermisschichten vertikalen Verlaufsrich in die horizontale der oberflächlichen übergeführt, und nur die Abschnitte, wo mit den Zellbrücken unmittelbar zusammenhängen, behalten mehr oder mi eine vertikale Anordnung bei. 2) Einen derartigen Faserverlauf konnte ich we stens für die Hornzellen der Weichschildkröte *Emyda* und auch bei solchen Schnabel des *Rhamphastos* feststellen. Auch Koelliker (Handbuch der Gew lehre des Menschen, 6. Aufl., Bd. I, Leipzig 1889 (S. 196) spricht von einer zierlichen konzentrischen Zeichnung der Hornzellen der menschlichen Epider die faserartigen Streifen des Zellinnern angehört, wenngleich es nach ihm sch zu sagen ist, ob dieselben der Ausdruck typischer Verhältnisse oder aber Ku erzeugnisse seien. 3) Oft ist nur ein Kreuzarm ausgebildet, s. S. 347.

Epidermis), was ebenfalls mit dem genannten Fibrillenverlauf in Übereinklang steht.

Denkt man sich nun eine große Anzahl derartiger Zellschüppchen mit ihrer Fläche übereinander gelegt, so werden sich ihre Wirkungen großenteils aufheben, und so kommt also die Dunkelheit der Hornschicht in Flächenansicht unter allen Azimuten zustande. Nicht selten löscht die Hornschicht in Flächenansicht nur unvollkommen aus (so z. B. bei *Emyda*), indem sie von zahlreichen kleinen hellen Bezirken übersät ist, die ihre Lage beim Drehen des Objekttisches verändern. Hier erfolgt also keine vollständige Kompensation durch das Übereinanderlegen der zahlreichen Schüppchen.

Sehr häufig und so auch bei dem als Beispiel angezogenen Schnabelhorn von *Rhamphastos* sind die Zellschüppchen in Flächenansicht nicht isodiametrisch, sondern in einer Richtung und wenn auch nur wenig verlängert, was wohl stets im Zusammenhang damit steht, daß solche Hornmassen, außer daß sie in die Dicke wachsen, zugleich tangential zu ihrer Matrix verschoben werden (distale Wachstumtendenz bei Schuppen, Nägeln, Hörnern usw.). In derartigen Zellschüppchen besteht also eine vorherrschende Fibrillenrichtung, nämlich in der Verlängerungsrichtung des Schüppchens, die auch das optische Verhalten überwiegend bestimmt. Liegen solche verlängerte Zellschüppchen gleichsinnig übereinander geschichtet, so kommt es zu einer Summation der optischen Wirkungen der vorherrschenden Fibrillenrichtungen. Daher kann eine so aufgebaute Hornschicht in Flächenansicht nicht mehr unter allen Azimuten dunkel bezw. scheckig erscheinen, sondern muß nach der vorherrschenden Fibrillenrichtung auslöschen bezw. sich in bezug auf diese Richtung als positiv erweisen. Ein solches Verhalten, das sich mit dem erstgeschilderten durch allmähliche Übergänge verbunden vorfindet, beobachtet man ausgeprägt bei allen Hornmassen, die in Flächenansicht deutliche, negativ zweiachsige Konoskopbilder ergeben und zwar entspricht die Achsenebene stets der Richtung des vorherrschenden Faserverlaufs bezw. der Verlängerungsrichtung der Schüppchen.

Würde man die optischen Verhältnisse, die man konoskopisch an zweiachsigen Hornlamellen feststellen kann, auf die einzelnen Zellen beziehen, so ergäbe sich folgendes: Die Länge eines Zellschüppchens entspricht der I. Mittellinie, die Breite der optischen Normale und die Dicke der II. Mittellinie; die Hauptdurchmesser der Zelle stehen also in Übereinklang mit den Achsen des

Druckellipsoids, das seine optischen Eigenschaften versinnb
würde (vgl. auch S. 341, v. Ebner). Unter Zugrundelegung d
Vorstellung kann man also aus dem Achsenbild auf
Zellform bezw. den Tonofibrillenverlauf ri
schließen.[1]) —

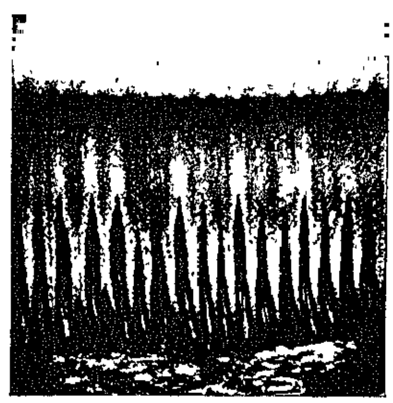
Wir haben bis jetzt die Oberhaut in ihrer einfachsten Ausgesta
betrachtet, bei der sie nach innen hin eben abschließt; bekan
aber bildet die Lederhaut sehr häufig Papillen, die in die Epid
einspringen und ihre Schichtungsverhältnisse beeinflussen, so
beim Menschen in der Haut der Fußsohle, der Handfläche un
Lippen. Dadurch erfahren natürlich auch die Bilder in polarisi
Licht Veränderungen, und solche Objekte eignen sich daher nic
gut zur Klarstellung der grundsätzlichen Verhältnisse. Doch ha
reits v. Ebner angegeben, daß auf Querschnitten durc
menschliche Haut die negative Wirkung der Hornschich
die positive der Keimschicht (in bezug auf die Flächennormal
verkennbar ist. Horizontalschnitte durch die Hornhaut geben
prächtige, unregelmäßig gesprenkelte Bilder. In den konzentrisc
schichteten Zellagen um die Schweißdrüsengänge beobachtet
ziemlich deutliche, beim Wechsel des Azimuts häufig sich öff
Kreuze (Valentin, v. Ebner, Panebianco), und die F
gleich gerichteter Hornzellen zwischen den in Gruppen gest
Schweißdrüsengängen erweisen sich als positiv in bezug au
Längsachse. Obwohl also sicher an vielen Hautstellen von
gleichmäßigen Orientierung der optisch wirksamen Teile keine

---

1) Findet man z. B. auf dem Querschnitt durch den Stachel vom S
beligel *(Echidna)* positiv zweiachsige Konoskopbilder mit
gelegener Achsenebene, so ist daraus zu folgern, daß die Zellen ihre
Ausdehnung nach der Länge des Stachels erreichen (denn weil das Ach
positiv, muß die I. Mittellinie der Mikroskopachse parallel gehen), daß fer
kleinster Durchmesser (durch die II. Mittellinie bestimmt) radial verläuft,
mittlerer tangential gestellt ist, was alles in der Tat die unmittelbare Beob
der Zellformen bestätigt. Oder stellt man fest, daß ein Stück des me
lichen Nagels in Flächenansicht ein negativ zweiach
Interferenzbild mit quer zum Finger gerichteter Achsenebene darbietet, s
man daraus entnehmen, daß der kleinste Durchmesser der Zellen der Mik
achse parallel geht, der größte quer zum Finger verläuft, der mittlere läng
läßt sich dieser Schluß auch durch Prüfung auf einem Nagelquersch
der Längsrichtung des Fingers bestätigen: es erscheint nunm
positiv zweiachsiges Bild mit Richtung der Achsenebene nor
Nagelfläche. Durchschnitte des Nagels quer zum Finger dagegen geb
Achsenbild, weil sie der Achsenebene parallel gehen. — Nach v. Ebner (
suchungen" S. 203), der aber anscheinend keine konoskopischen Beobac
angestellt hat, würde die mittlere Achse des Elastizitätsellipsoids (optische N
in der Querachse des Nagels liegen, also die Achsenebene längs verlauf
weder mit Panebiancos (s. S. 343) noch mit meinen Feststellunge
einstimmt.

sein kann, gibt doch P a n e b i a n c o an, daſz die II. Mittellinie stets senkrecht zur Fläche der Hornschicht steht, die erste in der Ebene der Haut (des Fuſzes) und zwar senkrecht zu den Papillenreihen verläuft.

Viel ausgesprochener noch als beim Menschen ist die Papillenbildung bei vielen Saugern, z.B. bei den Walen. Bei *Grampus griseus*[1]) stehen die schmalen, blattartigen Papillen in Längsreihen. Q u e r s c h n i t t e der Haut senkrecht zu diesen Reihen (Abb. 176) lassen erkennen, wie die schmalen Kutisblätter weit in die Epidermis vorragen. Unter + 45° zeigt ein solcher Schnitt die Hornschicht in steigender, die Keimschicht im wesentlichen in sinkender Farbe, beide durch eine neutrale Zone getrennt, also das gewöhnliche Verhalten. Nur die basalen Zellen der Keimschicht nehmen ebenfalls steigende Farbe an. Dieser Befund erklärt sich daraus, daſz die basalen Zellen ganz allgemein mit ihrem Längsdurchmesser annähernd senkrecht zur Epidermis-Kutisgrenze stehen und also an den vertikalen Seitenwänden der Kutispapillen ungefähr parallel der Epidermisfläche (etwas schräg nach oben) gerichtet sind. Daher ergibt sich ihr von der Regel abweichendes Verhalten. Nach dem Innern der interpapillären Epidermisleisten zu findet aber bald eine Umordnung der Zellen statt, sodaſz sie in der Mitte dieser Leisten mit ihrem längeren Durchmesser senkrecht zur Oberfläche der Haut gerichtet sind, hier also optisch die gewöhnliche Reaktion der Keimschicht darbieten müssen. Bringt man den Querschnitt in Orthogonalstellung, so löscht er im wesentlichen aus, und nur die seitlichen Teile einer jeden Epidermisleiste erscheinen unter Einwirkung der Gipsplatte in gegensätzlichen Farben; nunmehr befinden sich die Zellen zwischen den basalen Elementen und den längsgestreckten mittleren in optisch wirksamer, aber, weil sie gegen die Mitte der Leisten von beiden Seiten her konvergieren, entgegengesetzter Stellung. Ferner macht sich (vor allem an Schnitten parallel den Reihen der Papillen) in der Keimschicht die schräge Kreuzstreifung bemerkbar, die hier, wie in anderen Fällen (s. S. 346), auf jene Anteile des Tonofibrillensystems zurückzuführen sind, die nunmehr



L. Leitz, Wetzlar phot. Vergr. 20 : 1.

Abb 176. Querschnitt durch die Oberhaut und den angrenzenden Teil der Lederhaut eines Wales (Grampus griseus) Schwingungsrichtungen der Nicols diagonal!

1) Vgl. P. K r ü g e r, Die Pigmentierung der Haut von Grampus griseus, Arch. f. Dermat. u. Syph. Bd. 136 (1921), S. 408.

untei ± 45 ° dahinziehen. Die Kutispapillen verhalten sich auf
Queischnitt positiv in bezug auf ihre Höhe gemäfz dem voiherrs
den Veilauf der leimgebenden Faseın in ihnen.

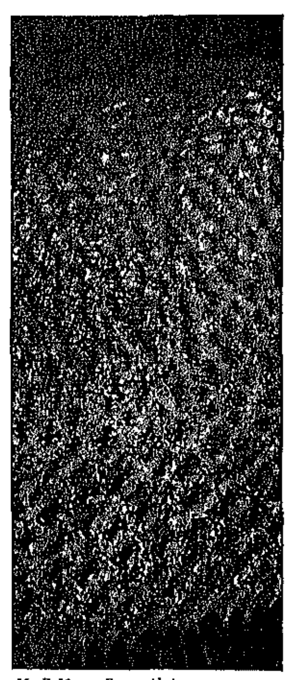
Auch auf Flachschnitten duich den unteren Teil der
deimis vom *Grampus* eischeinen die langgestieckten Duichscl
der Kutispapillen als positiv in bezug auf die Papillenreihen, di
gienzenden basalen Epidermiszellen dagegen — weil sie mit i
längeren Durchmesser senkiecht zur Epideimis-Kutisgienze steh
als negativ und die anschliefzenden Zellagen dei Oberhaut gemä
oben erwähnten Umordnung als positiv, sodafz im ganzen ein
charakteristisches Bild entsteht. Die in der Mitte der Epidermisl
befindlichen Zellen sind nicht nur, wie man vielleicht nach dem (
schnitt allein denken könnte, senkrecht zur Epidermisfläche
längert, sondeın aufzerdem parallel zur Fläche der Epidermisleist
geplattet, also im ganzen scheibenföımig mit allseits zugeschä
Rand und kehien der Oberfläche dei Epidermis die Kante zu. D
erklärt sich auch, dafz man auf Flachschnitten durch dieses (
der Keimschicht konoskopisch positiv zweiachsige Bi
wahınimmt, deren Achsenebene senkiecht zu den Papillenreihei
läuft (vgl. S. 349, Panebianco). Es steht eben die Achsen
wie stets senkiecht auf der Zellfläche und zwar geht hier die II. M
linie horizontal, die I. aber vertikal (mit Rücksicht auf die Epid
fläche), weil eben die flachen Zellen ihre Kante der Epidermisl
zukehren. Die Hoınschicht dagegen, in der die Zellenschüppch
gewöhnliche Lage einhalten, bietet wie stets negativ zweia
Bilder in konvergentem Licht dar. —

Die Bildung mächtiger Hornmassen auf beschränktem Rau
an eine grofze Oberflächenentwicklung der produzierenden
schicht und damit zugleich der angrenzenden, sie ernährenden I
haut geknüpft, wie sie besser noch als in den bisher besproc
Fällen durch zahlreiche fadenförmige Koriumpapillen ge
leistet wird, die in die Oberhaut eindiingen und der erzeugten H
schicht einen röhrchenartigen Bau aufprägen (Huf
Paaızeher und Unpaarzeher, Hörner).

Ein besonders lehrreiches Beispiel dieser Art stellt das Hor
Hufes, z. B. des Pferdehufes, dar.[1]) Man unterscheidet an dei
seiner Unterlage abgelösten Hornschuh drei Hauptteile: die H

1) Schon Valentin hat es untersucht und teilt mit, daß um jede runde (
eines Hoınkanals ein negatives Kreuz auftiitt, das nach Diehung des Prä
um 45° in eine schwaize Linie übergeht, und daß die zwischen den Öff
befindlichen Hornmassen von zahlieichen dunklen Linien durchzogen si
beim Wechsel des Azimuts oft zu unregelmäßigen Kieuzen zusammen
Panebianco gibt (für den Rinderhuf) an, daß in seiner obeiflächlichen I
die II. Mittellinie senkiecht zui Obeifläche steht und die Ebene der op
Achsen hoiizontal in bezug auf die noımale Stellung des Hufes ist.

Wand, die den Huf vorn und seitlich umschließt und außen glatt, von der glänzenden Glasur überzogen, innen mit zahlreichen von oben nach unten verlaufenden Falten, den Hornblättchen, versehen ist; ferner die weniger feste Hornsohle, welche die untere Fläche des Hufes größtenteils bildet, und den ebenfalls weichen Hornstrahl, der sich von rückwärts als keilförmiges, seitlich mit der Hornwand zusammenhängendes Gebilde in die Sohle einschiebt und nach vorn zu allmählich in sie übergeht. Das Wachstum der Hornwand erfolgt erstens an ihrem Oberrand (dem sog. Kronenrand), indem die anliegende Keimschicht entsprechend den hier eindringenden Kutispapillen Hornsäulchen bildet. Die rings um eine Papille gelegenen Epidermiszellen sind — überwiegend — mit ihrer langen Achse parallel der Papillenachse gelagert und umschichten sie, zugleich hohlziegelförmig gebogen, konzentrisch. So entsteht eine Art Scheide um die Papille, die sog. Rinde der Hornsäulchen, deren Zellen nach außen hin zunehmend verhornen. Die Zellen über der Spitze der Papille (Markzellen) bleiben durch die Rinde vor Druck bewahrt, werden nicht so stark abgeplattet und degenerieren schließlich unter Hinterlassen geringer netzartiger Reste, wodurch aus dem ursprünglichen Hornsäulchen ein Hornröhrchen wird. Durch die ständige Neubildung von Zellen werden die Röhrchen von dem Kronenrand immer nach abwärts vorgeschoben. Zweitens aber liefert die den vertikalen Blättchen auf der Innenseite der Hornwand anliegende Keimschicht Hornmassen, die von innen nach außen vorwärts bewegt werden und also zwischen die Hornröhrchen als Zwischenhorn eindringen, zugleich aber von diesem mit nach abwärts gezogen werden. Infolge der verschiedenen Wachstumsrichtungen der beiden genannten Bestandteile der Hornwand überkreuzt die Längsachse der Zwischenhornzellen diejenige der Hornsäulchenzellen. Sohle und Hornstrahl bestehen aus vertikalen Hornröhrchen, die von einer papillösen Matrix geliefert werden.

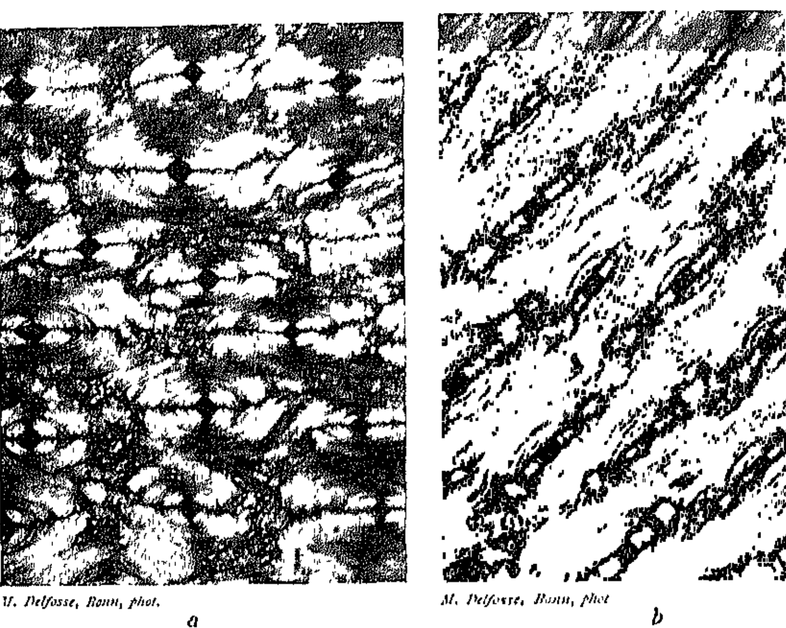


M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 177. Horizontaler Querschnitt durch die Hornwand des Pferdehufes; an der inneren Seite (unterer Rand der Abbildung) die quergetroffenen Hornblättchen. Vergr. 12:1.

Querschnitte der Hufwand bieten zwischen gekreuzten Nicols ein überaus prächtiges Bild dar. Die Hornröhrchen,

denen wir zunächst unsere Aufmerksamkeit zuwenden, ersc
tangential zur Hufwand leicht abgeflacht, insbesondere im äu
Teil als elliptische Durchschnitte (Abb. 177). Der kleine mittle
der Hornsäulchen (das Mark bezw. das an seine Stelle get
Lumen) bleibt unter allen Azimuten dunkel; die Röhrchen rin
gegen zeigt ein scharfes, dunkles, den Schwingungsrichtung



M. Delfosse, Bonn, phot. a *M. Delfosse, Bonn, phot* b

Abb. 178. Aus einem horizontalen Querschnitt durch die Hornwand des Pferdehufes: Hornr und Zwischenhorn *a)* Durchmesser der elliptischen Hornröhrchen orthogonal, *b)* diagonal. Ve

Nicols entsprechendes Kreuz, dessen Quadranten bei eingesc
ner Gipsplatte negative Farbenverteilung erkennen lassen. S
die Achsen des Röhrchenquerschnittes orthogonal, so geht auc
Kreuz durch den grofzen und kleinen Durchmesser der Ellipse
178 a). Bringt man aber die grofze Achse der Querschnittsellips
mählich in Diagonalstellung, so verzerrt sich das Kreuz und sc
lich wird es — in stark abgeflachten Röhrchen — zu zwei dem g
Ellipsendurchmesser fast parallelen dunklen Linien (Abb. 178 b)
Auftreten eines negativen Kreuzes in der Säulchenrinde lehrt, daf
Zellen bezw. die in ihnen enthaltenen Tonofibrillen der Röhrchen
mit ihrem langen Durchmesser bezw. mit der Hauptverlaufsric
der Fasern nicht genau parallel gehen, sondern in tangentialen El
dagegen geneigt sind. Die Aufhellung der Quadranten ist nun k
wegs gleichmäfzig, sondern fast stets beobachtet man in den einz

konzentrischen Schichten verschiedene Helligkeit bezw. andere Interferenzfarben; so entsteht ein Bild, das außerordentlich an das Verhalten der H a v e r s schen Lamellensysteme im Knochen erinnert (vgl. Abb. 178 a mit Abb. 150, S. 303). Wie dort, so muß man auch hier annehmen, daß steiler und flacher gefaserte Lamellen bezw. Gruppen von solchen miteinander abwechseln. Im einzelnen nimmt man mancherlei Unterschiede der Lamellierung wahr. Häufig sieht man auf eine innerste helle Rindenzone eine dunklere und dann nach außen wieder eine helle folgen, alle drei annähernd von gleicher Breite. In anderen Fällen dagegen und zwar anscheinend im Anfangsteil der Röhrchen (nahe den Papillen) folgt auf eine schmale innere zirkuläre Lage eine sehr breite dunkle, die nur geringen Wechsel der Helligkeit unter den verschiedenen Azimuten darbietet (Abb. 179); ihre Zellen sind vollkommen quer zur Länge durchschnitten und geben k o n o s k o p i s c h ein p o s i t i v e s f a s t e i n a c h s i g e s B i l d.



U. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 179. Hornröhrchen und Zwischenhorn vom Pferdehuf. Vergr. 95 : 1.

Das die Röhrchen umschließende Z w i s c h e n h o r n wird durch sie insofern in Mitleidenschaft gezogen, als das dunkle Kreuz der Säulchenrinde auch in ihm vielfach eine undeutliche Fortsetzung erfährt (vgl. Abb. 178 a). Gemäß seiner Entstehung ist aber das Zwischenhorn von den Säulchen unabhängig, und das macht sich in polarisiertem Licht vor allem an jenen Stellen bemerkbar, an denen die quer durchschnittenen Röhrchen schlanke Ellipsen darstellen. Stehen nämlich die Ellipsendurchmesser orthogonal, so erscheint das Zwischenhorn maximal dunkel, leicht scheckig (vgl. Abb. 178 a), in Diagonalstellung aber leuchtet es stark und einheitlich auf (vgl. Abb. 178 b) und beantwortet das Einschieben der Gipsplatte unter + 45° mit steigenden, unter — 45° mit sinkenden Farben. Am Innenrand der Querschnitte kann man feststellen, wie das Zwischenhorn von den Hornblättchen aus sich in Zügen zwischen die Säulchen einhängt.

Im radialen L ä n g s s c h n i t t durch die Hufwand lösche
S ä u l c h e n parallel ihrer Achse aus und erweisen sich als pos
bezug auf diese (Abb. 180 rechts). Reste der Achsenzellen dag
die gleich quergestellten Böden das Lumen der Röhrchen durchs
bieten die gegensätzliche Farbe dar (Abb. 181). In manchen
chen bleiben die unmittelbar ans Mark grenzenden Rindenzelle



M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 180. Radialer Längsschnitt durch die Hornwand des Pferdehufes mit einem anhängenden Hornblättchen; Hornröhrchen längs getroffen. Vergr. 20 : 1.



M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 181. Hornröhrchen aus dem Pferdel durchschnitten. Vergr. 95 : 1.

Längsschnitten dunkel; offenbar handelt es sich da um quer
schnittene, zirkulär verlaufende Tonofibrillen. Das Z w i s c
h o r n wird nicht zugleich mit den Säulchen dunkel, wie e
müßte, wenn die längsten Zelldurchmesser von Säulchen und
schenhorn sich rechtwinklig durchkreuzten, sondern beide Sy
überschneiden sich unter anderem Winkel.

Sehr gleichmäßig dagegen löschen die H o r n b l ä t t c h e
Abb. 177 u. 180) aus, wenn man sie von der Fläche untersuc
zeigen gemäß den aufbauenden langgestreckten Zellen eine za
bezug auf die Hufwand radiale Streifung, die der großen Ach
Elastizitätsellipse entspricht (Abb. 182). In Flächenansicht geb
Hornblättchen konoskopisch ein schönes weitwinkliges negativ

achsiges Interferenzbild, wobei die Achsenebene mit der Längsrichtung der Zellen übereinstimmt.

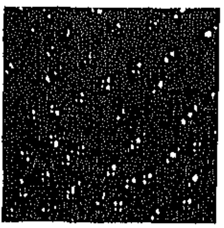
Sohlenhorn und Hornstrahl bieten ähnliche Bilder zwischen gekreuzten Nicols dar wie die Hornwand; nur ist die Lamellierung und wechselnde Neigung der Faserung in den Röhrchen nie so ausgeprägt wie dort. Da die Hornmassen hier viel weicher bleiben und weniger auf Druck beansprucht werden, das Gewicht des Körpers vielmehr fast ausschließlich auf dem unteren Rand der Hufwand (dem „Tragrand") lastet, geht man wohl kaum fehl, wenn man in der weitgehenden Differenzierung der Hornröhrchen der Hufwand ein ähnliches Verfestigungsmoment wie in dem Fibrillenverlauf der Haversschen Systeme des Knochens erblickt. Infolge der spiraligen Anordnung faseriger, in konzentrischen Lamellen angeordneter Elemente tritt bei Druckbeanspruchung Torsion und Flächenpressung im Lamellensystem ein, wodurch dasselbe eine bedeutende Versteifung erfährt. Diese Analogie in der Anordnung hier der Tonofibrillen, dort der leimgebenden Fasern ist umso erstaunlicher, als es sich von rein histologischem Standpunkt aus um ganz verschiedene Bildungen handelt, einmal um die extrazellulär entstandenen kollagenen, das andere Mal um die in der Zelle gelegenen Plasmafasern; gerade solche Analogieen, wie sie uns bereits im Bau der Kutikulen und bindegewebigen Organe begegnet sind, dürften dartuen, daß die Prägung und regelmäßige Anordnung der Fibrillen bestimmte mechanische Bedingungen verlangt, die, wenn sie schon gegeben sind, an sehr verschiedenem Material strukturgebend wirken können.



M. Delfosse, Bonn, phot.

Abb. 182. Freier Rand eines Hornblättchens vom Pferdehuf in Flächenansicht. Vergr. 62 : 1.

Fast allen mächtigen Hornbildungen kommt ein ähnlicher Aufbau aus Röhrchen zu, so z. B. dem Horn des Rhinoceros. Auch hier kann man auf dem Querschnitt Hornröhrchen und eine allerdings spärliche Zwischenmasse unterscheiden. Die ersten zeigen in polarisiertem Licht bei eingeschalteter Gipsplatte ein negatives Kreuz, aber so gut wie keine Anzeichen einer optischen Gliederung der konzentrischen Schichten. —



J. Leitz, Wetzlar, phot

Abb. 183. Hornschicht der Oberhaut einer Eidechse (Voeltzkowia) mit den durch die Hautsinnesorgane verursachten Vertiefungen. Vergr. 70:1.

Auch andere Besonderheiten der Hoı
können im polarisationsmikroskopischen V
nachdrücklich zur Geltung kommen. So
bei bestimmten Eidechsen die Hautsinnc
zapfenartig in die Hornschicht vor und (
dadurch unter Zusammenpressen der Ho
len kleine, nach außen geschlossene Höl
Jede derselben erscheint zwischen gel
Nicols in Flächenansicht von einem
Kreuz durchsetzt, das in die Schwingu
tungen der Nicols fällt und unter der Ein
der Gipsplatte negatives Verhalten zeig
183). Das erklärt sich derart, daß im
der Höhlung die Lamellen der Hornschicht aufgebogen s
sich also dem Beschauer in Kantenansicht darbieten; da
Hornschicht positiv in bezug auf ihre Lamellierung wirkt, muß
Höhlung umkreisend, die Erscheinung eines negativen Kreuzes
rufen.

ANHANG

DIE KOLBENZELLEN DER NEUNAUGE

In den tieferen Lagen der Oberhaut der Cyclostomen (und
ausgeprägt bei einigen Knochenfischen) kommen große ke
mige, mit ihrer Längsachse senkrecht zur Epidermisfläche
Zellen vor, die nach ihrer Gestalt Kolbenzellen benannt
Bei den Neunaugen zeigen sie eine kräftige, stark lichtbr
äußere „Hülle" und einen protoplasmatischen Inhalt, der reg
zwei Kerne umschließt. Die Hülle besteht aus feinen Fibrille
dem engen Fußteil der Zellen längs verlaufen, etwas höl
manchmal erst in dem keulenförmigen oberen Abschnitt al
spiralig um die Längsachse der Zellen winden. Am oberen Z
die Hülle meist dünn. Es kann keinem Zweifel unterliegen,
Fasern der sog. Hülle den allgemein in der Epidermis vorkom
Tonofibrillen homolog sind. Irrtümlich suchte man die
tung dieser Zellen in einer nervösen Leistung; vielleicht ist il
gabe die Festigung der weichen Epidermis.[1])

Die optischen Eigenschaften der Kolbenzellen hat
M. Schultze[2]) richtig beschrieben, wenn auch weniger glück

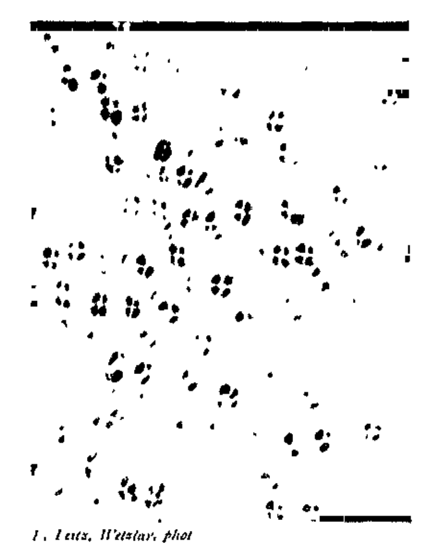
1) Vergl. zur allgemeinen Orientierung: F. K. Studnička, Vergleichen
suchungen über die Epidermis der Vertebraten, Anat. Hefte I. Abt., Bd. 3
S. 1. 2) Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon und ih
ten im polarisierten Lichte, Müllers Arch., Jahrg. 1861, S. 228 und 2



I. Leitz, Wetzlar, phot

Abb. 184. Querschnitt durch die Haut eines Neunauges (Petromyzon): Kolbenzellen (unten Guaninlage). Vergr. 80 : 1.

deutet, weil damals die Struktur der Hülle noch nicht hinreichend bekannt war. Auf Querschnitten durch die Haut des Neunauges (Abb. 184) erweist sich der halsförmige untere Abschnitt des Kolbens als positiv in bezug auf seine Längsrichtung, während der obere Abschnitt verwickeltere Farbenverteilung, öfter ein negatives Kreuz erkennen läßt. Ein Stück abgezogener Epidermis, von der Fläche geprüft (Außenfläche nach oben), sieht zwischen gekreuzten Nicols wie übersät von den hell aufleuchtenden Kolbenzellen aus; der K o p f einer jeden ist von einem scharfen dunklen, den Schwingungsrichtungen der Nicols entsprechenden Kreuz durchsetzt (Abb. 185). Mit Recht hat S c h u l t z e derartige Untersuchung in polarisiertem Licht empfohlen, um sich über die Menge und Verteilung der Kolbenzellen zu unterrichten. Nach dem Einschieben einer Gipsplatte zeigen die Köpfe der Kolbenzellen die Farbenverteilung negativer Kreuze. Stellt man im Flächenbild auf den optischen Durchschnitt des Kolben h a l s e s ein, so gewahrt man, daß hier die Doppelbrechung fehlt.



I. Leitz, Wetzlar, phot

Abb. 185. Abgezogene Oberhaut eines Neunauges (Petromyzon): Kolbenzellen. Vergr. 100 : 1.

Die Erscheinungen erklären sich ohne weiteres aus der oben geschilderten Anordnung der positiv einachsigen Tonofibrillen. Da sie im Kolbenhals wesentlich längs verlaufen, muß dieser Abschnitt der Zellen positiv in bezug auf seine Längsrichtung wirken, und weil sie im

Kopf zirkulär den plasmatischen Inhalt umkreisen, kommt hier ein negatives Kreuz zustande. Max Schultze stellte auch fest, daſz der Faden in den sogenannten Fadenzellen des Schleimaals *(Myxine)*, die den Kolbenzellen ähnlich sind, sich positiv in bezug auf seine Längsrichtung verhält und aufgerollt, wie er in der Zelle liegt, ein negatives Kreuz darbietet. [1])

Diese Beobachtungen an den Kolbenzellen sind einmal deshalb bedeutungsvoll, weil sie klar zeigen, daſz nur die Hülle d. h. die Tonofibrillen, nicht aber das übrige Plasma der Zellen Träger der Doppelbrechung ist; ferner auch deshalb, weil die Entstehung und Anordnung der Tonofibrillen in den Kolbenzellen und Fadenzellen kaum auf Druck- und Zugwirkungen zurückgeführt werden kann und trotzdem diesen faserigen Bildungen Doppelbrechung zukommt.

ABSCHNITT II

DIE HAARE UND STACHELN

Die charakteristischen Epidermoidalorgane der Säuger, die Haare, sind dünnere oder dickere elastische Hornfäden, an denen man den frei vorragenden Schaft und die in der Haut steckende Wurzel unterscheidet. Die letzte schwillt an ihrem unteren Ende zur weichen, lebenden Haarzwiebel, der Matrix des Haares, an, die in einer glockartigen Aushöhlung die Haarpapille, die ernährende, gefäſz- und nervenführende Kutispapille, umschlieſzt.

Die Oberfläche des Haares ist von einer einfachen Lage sehr abgeplatteter Zellen, dem Oberhäutchen (Epidermicula), bekleidet. Darauf folgt nach innen die Haarrinde aus zahlreichen in der Achse des Haares stark gestreckten, fast fädigen Zellen, in denen deutliche, längsverlaufende, aus einer Zelle in die andere übertretende Hornfibrillen (Tonofibrillen) ausgebildet sind, zwischen denen Pigment vorkommen kann. Die Achse des Haares wird vom Mark eingenommen, das sich aus rundlichen bis vieleckigen, häufig luftgefüllten Zellen zusammensetzt. Im menschlichen Haar stellt die Rinde den ansehnlichsten Teil dar; das aus einer oder zwei Reihen annähernd kubischer Zellen bestehende Mark kommt nur starken Haaren zu. Bei tierischen Haaren dagegen kann das Mark die Rinde an Mächtigkeit bei weitem übertreffen. Die Stacheln (z. B. beim Igel, Stachelschwein u. a.) sind besonders ausgestaltete Haare.

Das Haar ist in den röhrenförmigen Haarbalg eingepflanzt, von dem wir nur die epithelialen Anteile erwähnen, die als äuſzere und

1) Neuere Angaben über Entstehung und Bau der Fadenzellen bei K. E. Schreiner, Zur Kenntnis der Zellgranula, Untersuchungen über den feineren Bau der Haut bei *Myxine glutinosa*, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 89 (1917) Abt. I, S. 78.